

SÉRIE A N° 1143

N° D'ORDRE :

2001

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

L. GENEVOIS

AGRÉGÉ DE L'UNIVERSITÉ

1^{re} THÈSE. — SUR LA FERMENTATION ET LA RESPIRATION CHEZ LES VÉGÉTAUX
CHLOROPHYLLIENS.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le **12 OCT** 1928 devant la Commission d'examen

Président : MM. MOLLIARD.

Examineurs { DEREIMS.
MOUTON.

PARIS

LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT

4 RUE DANTE 4

1928





Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41553023_0026

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires.. P. APPELL, M. MOLLIARD.

Profess. honoraires.....

P. PUISEUX.	H. LEBESGUE.
V. BOUSSINESQ.	A. FERNBACH.
A. JOANNIS.	A. LEDUC.
H. LE CHATELIER.	G. SAGNAC.

Professeurs

EMILE PICARD.....	Analyse supér. et algèbre supérieure.
G. KOENIGS.....	Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT.....	Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET.....	Electrotechnique générale.
F. WALLERANT.....	Minéralogie.
H. ANDOYER.....	Astronomie.
P. PAINLEVÉ.....	Mécanique anal. et mécanique céleste.
GABRIEL BERTRAND	Chimie biologique.
M ^{me} P. CURIE.....	Physique générale et radioactivité.
M. GAULLERY.....	Zoologie (Evolution des êtres organisés)
G. URBAIN.....	Chimie minérale
EMILE BOREL.....	Calcul des probabilités et phys. mathém.
L. MARCHIS.....	Aviation.
JEAN PERRIN.....	Chimie physique.
RÉMY PERRIER.....	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM.....	Physique.
M. MOLLIARD.....	Physiologie végétale.
E. CARTAN.....	Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE.....	Physiologie générale.
E. VESSIOT.....	Théorie des fonct. et th. des transf.
A. COTTON.....	Physique générale.
J. DRACH.....	Application de l'analyse à la géométrie.
CHARLES FABRY.....	Physique.
CHARLES PÉREZ.....	Zoologie.
LÉON BERTRAND.....	Géolog. structurale et géolog. appliquée.
R. LESPIEAU.....	Théories chimiques.
E. RABAUD.....	Biologie expérimentale.
P. PORTIER.....	Physiologie comparée.
E. BLAISE.....	Chimie organique.
P.-A. DANGEARD.....	Botanique.
P. MONTEL.....	Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT.....	Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ.....	Biologie maritime.
G. JULIA.....	Mathématiques générales.
A. JOB.....	Chimie générale.
A. MAILHE.....	Etude des combustibles.
L. LUTAUD.....	Géogr. physique et géol. dynamique.
EUGÈNE BLOCH.....	Physique théorique et phys. céleste.
HENRI VILLAT.....	Mécanique des fluides et applications.
CH. JACOB.....	Géologie.
N.....	Chimie appliquée.



E. HÉROUARD..... Zoologie.	E. DARMOIS..... Physique.
E. PECHARD..... Chimie (Ens. P. C. N.)	G. BRUHAT..... Physique.
V. AUGER..... Chimie analytique.	H. MOUTON..... Chimie physique.
M. GUICHARD..... Chimie minérale.	L. JOLEAUD..... Paléontologie.
A. GUILLET..... Physique.	M. JAVILLIER..... Chimie biologique.
C. MAUGUIN..... Minéralogie.	A. DUFOUR..... Physique (P. C. N.)
L. BLARINGHEM..... Botanique.	F. PICARD..... Zoologie (Evolution des êtres organisés).
A. MICHEL-LÉVY..... Pétrographie.	ROBERT-LÉVY..... Zoologie.
A. DEREIMS..... Géologie.	L. DUNOYER..... Optique appliquée.
R. DONGIER..... Physique du globe.	A. GUILLIERMOND..... Botanique (P. C. N.).
A. DENJOY..... Calcul diff. et int.	A. DEBIERNE..... Radioactivité.
H. BENARD..... Physique (P. C. N.).	

Secrétaire..... DANIEL TOMBECK.

SUR LA FERMENTATION ET SUR LA RESPIRATION CHEZ LES VÉGÉTAUX CHLOROPHYLLIENS

par L. GENEVOIS

INTRODUCTION

Les beaux travaux de BONNIER et MANGIN, de DEVAUX, de MAQUENNE et DEMOUSSY ont élucidé le mécanisme des échanges gazeux entre la plante et le milieu ambiant. Le problème qui se pose aujourd'hui n'est plus un problème de physique, mais un problème de chimie ; le mécanisme des oxydations dans la cellule vivante est devenu l'inconnue à résoudre. Les mémorables recherches de Gabriel BERTRAND et de ses élèves sur les oxydases ont attiré l'attention sur des phénomènes d'oxydation en eux-mêmes fort intéressants, mais dont nous n'entrevoions pas encore nettement les relations avec la respiration. Il semble que nous devons considérer les oxydases comme assez analogues à une partie du système respiratoire, mais nullement identiques à aucune des parties de ce système. Les physiologistes russes, PALLADINE, BACH, KOSTYTSCHEW, et leurs élèves, ont défriché avec ardeur le problème des oxydations cellulaires ; ils ont glané nombre de faits intéressants, tout en édifiant de nombreuses conceptions théoriques. Plus récemment, O. WARBURG a apporté une série d'exemples de catalyses d'oxydations par les métaux lourds : oxydation des acides aminés sur le charbon de sang, oxydation des sucres en solution neutre ou

alcaline. Il a montré le rôle joué par les complexes dans la respiration cellulaire, et par tous les corps susceptibles de former des complexes avec les métaux lourds : KCN, CO, H²S. L'hypothèse que la respiration était, pour une grosse part au moins, une catalyse d'oxydations par les métaux lourds, s'est montrée très fructueuse, et sa fécondité semble loin d'être épuisée.

La première partie de ce travail est une étude chimique de la respiration : les Algues inférieures, et surtout les Protococcales, se sont montrées des sujets extrêmement sensibles aux agents externes. Il est possible de montrer ainsi que les corps susceptibles de s'oxyder dans ces cellules possèdent en commun certaines affinités chimiques ; il est possible d'augmenter l'intensité respiratoire régulièrement par les colorants basiques ; il est possible d'y suspendre les oxydations dans des conditions déterminées par le KCN. Il semble bien que la molécule qui s'oxyde forme au préalable un complexe avec une des substances cellulaires, et que la molécule d'oxygène forme également un complexe, différent du premier.

Ce serait une grosse erreur de considérer que respiration et oxydations cellulaires soient des termes synonymes : les oxydations ne sont qu'une partie de la respiration ; chez beaucoup de cellules, des réactions de synthèse sont couplées aux réactions d'oxydation. O. MEYERHOF a montré le rôle fondamental de ces synthèses dans le fonctionnement du muscle, ou dans la physiologie de la levure de bière. Il était du plus haut intérêt de rechercher si pareille réaction de synthèse, que nous nommerons réaction de PASTEUR avec O. MEYERHOF et O. WARBURG, existe aussi chez les végétaux. Il m'a fallu pour cela reprendre l'étude de la fermentation propre des tissus végétaux, que PASTEUR avait exactement caractérisée mais que l'on désignait depuis longtemps, avec PELÜGER et PFEFFER, sous le nom de respiration intramoléculaire. La vieille définition, que PASTEUR avait donnée, dans ses « Etudes sur la bière », comme conclusion à 20 ans des recherches les plus précises qui aient été faites sur les fermentations, « la fermentation est la vie sans air » n'a rien perdu de sa valeur aujourd'hui. Des disciples de PASTEUR, MÜNTZ, MATRUCHOT et MOLLIARD, avaient déjà montré

que cette définition valait pour les végétaux chlorophylliens, comme pour les organismes hétérotrophes.

Bien des arguments expérimentaux, tirés soit de l'étude comparée des divers tissus, soit de l'action de réactifs divers, tendent à montrer que la fermentation est un phénomène indépendant dans son origine de la respiration. La fermentation est beaucoup plus intense dans les tissus embryonnaires de l'ovule jeune et de la plantule au début de la germination, que dans tout autre tissu. La cellule des Phanérogames, avec sa fermentation alcoolique, se comporte en cela comme la cellule des Vertébrés, avec sa fermentation lactique. Les variations de la fermentation et de la respiration, au cours du développement, ne sont en aucune façon parallèles; les bourgeons, les pétales en voie de croissance, montrent une intensité respiratoire élevée, et une faible intensité de fermentation. Les colorants vitaux augmentent beaucoup l'intensité respiratoire, le KCN la diminue; ces deux catégories de corps sont sans action sur la fermentation propre des cellules vertes, au moins aux concentrations où ils agissent sur la respiration.

Une relation existe, non pas entre la fermentation et la respiration, mais entre les produits de fermentation et la respiration. La réaction de PASTEUR a pour effet de reconstruire des hydrates de carbone aux dépens des produits de fermentation à l'état naissant et de l'énergie libérée par la respiration. Tant que les tissus restent suffisamment pourvus en oxygène, les produits de fermentation n'apparaissent point; lorsque les tissus sont en anaérobiose partielle, la fermentation apparaît, et il est possible de prévoir dans quelle proportion la fermentation va apparaître en fonction de la respiration qui subsiste. Cette relation numérique, qui est la même pour le muscle, la levure, les ferments lactiques, et les cellules de la graine des Phanérogames, est un des caractères les plus remarquable de la réaction de PASTEUR, et qui ne dépend d'aucune hypothèse. Nous trouvons ici une constante expérimentale qui domine toute la biologie. Le principal résultat de ce travail est ainsi d'apporter quelques arguments en faveur de l'unité des phénomènes de la vie.

Les recherches expérimentales ici exposées ont été entre-

prises dans les laboratoires de MM. les Professeurs AUBEL et DEVAUX, à la Faculté des sciences de Bordeaux, et du Professeur O. MEYERHOF à l'Institut de biologie de Berlin-Dahlem ; je dois à l'outillage très perfectionné de ce dernier laboratoire, et à l'accueil très bienveillant que j'y ai reçu d'avoir pu exécuter rapidement un grand nombre de mesures. Je remercie tous mes Maîtres de leurs conseils et de leurs encouragements, et je remercie M. le Professeur MOLLIARD d'avoir accepté de juger ce travail qui touche à beaucoup de points de physiologie générale et de physiologie comparée, et de m'avoir offert de le publier dans la *Revue générale de botanique*.

CHAPITRE PREMIER

LES MÉTHODES MANOMÉTRIQUES DE MESURE DES ÉCHANGES GAZEUX

- § 1. Principe des méthodes manométriques.
- § 2. Mesure de la vitesse de consommation en oxygène.
- § 3. Mesure du quotient respiratoire en milieu neutre par la solubilité du gaz carbonique.
- § 4. Mesure du quotient respiratoire par la méthode de déplacement du CO_2 par un acide fort.
- § 5. Mesure de l'intensité de la fermentation dans l'azote et dans l'air.

§ 1. — Principe des méthodes manométriques.

Les mesures décrites dans ce travail ont été faites exclusivement au moyen de méthodes manométriques.

BARCROFT a employé ces méthodes dans l'étude des gaz du sang. O. WARBURG en a fait des méthodes de mesure de la respiration et de la fermentation et les a rendues d'un usage courant dans tous les cas susceptibles de se présenter dans les laboratoires de physiologie ; il en a donné la théorie dans son recueil de mémoires intitulé « Stoffwechsel der Tumoren », traduit en français par AUBEL et GENEVOIS sous le titre « Métabolisme cellulaire et métabolisme des Tumeurs ». Ces méthodes manométriques sont aujourd'hui d'un usage quotidien dans beaucoup de laboratoires étrangers. Cependant, comme elles sont encore peu connues en France, je crois utile d'en donner le principe et la description, et d'insister sur les avantages qu'elles présentent dans l'étude de la physiologie cellulaire.

Le principe consiste à observer les variations de pression qui prennent naissance dans un récipient parfaitement clos, de

volume rigoureusement constant, placé dans un thermostat à température constante.

Sous sa forme la plus couramment employée aujourd'hui, le récipient où sont placés les objets à étudier, est une petite fiole conique (fig. 1) pourvue d'une ampoule latérale B munie elle-même d'une tubulure secondaire, et s'adaptant par un rodage à l'émeri à un manomètre en verre à liquide (fig. 3), terminé lui-même par un robinet.

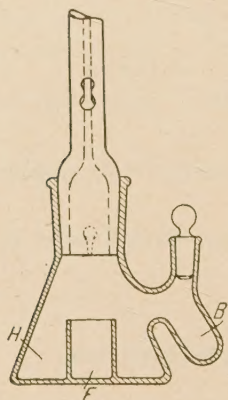


Fig. 1.

A l'intérieur de la fiole conique est placé un petit godet, E, destiné à recevoir des substances absorbantes. La suspension de cellules à étudier est placée dans l'espace annulaire H qui entoure le godet.

Les modèles les plus pratiques ont un volume de 15 centimètres cubes environ, un diamètre à la base de 3 centimètres. La surface libre du liquide étudié est un peu supérieure à 5 centimètres carrés; 2 centimètres cubes de liquide formeront en H une couche dont la profondeur ne dépassera pas 4 millimètres.

Si en outre cette mince couche est constamment agitée, elle sera constamment

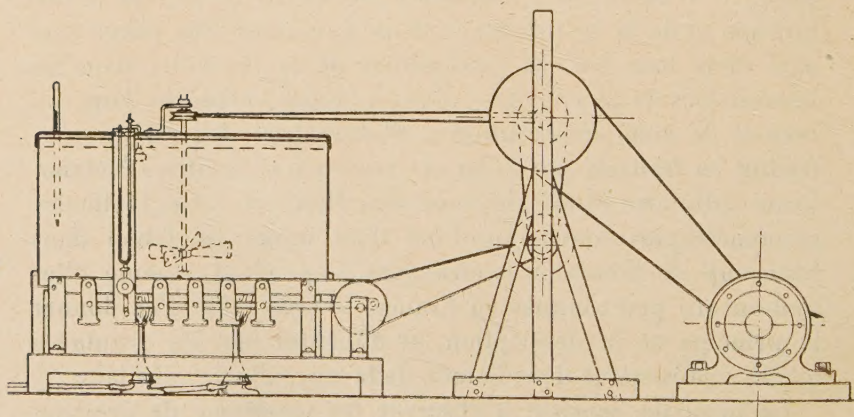


Fig. 2.

en équilibre d'absorption avec l'atmosphère qui la surmonte. Les conditions expérimentales sont donc parfaitement définies : la suspension est maintenue constamment homogène, l'atmosphère également.

Le récipient doit plonger entièrement dans un thermostat à eau, dont la capacité doit être d'au moins 30 litres. Le manomètre doit être naturellement hors du thermostat, de manière à rendre les lectures faciles ; il oscille de droite à gauche devant le thermostat, à raison de 2 oscillations par seconde environ. La fig. 2 représente le montage ; 6 manomètres (1 seul est représenté sur la figure 2) peuvent être placés côte à côte et observés simultanément, 6 autres manomètres peuvent être placés sur l'autre côté du thermostat.

Au moment de faire les lectures, on immobilise les manomètres en faisant glisser la courroie d'entraînement sur une poulie folle.

Un régulateur à toluène et mercure, plongé dans le thermostat (non figuré) contrôle l'arrivée du gaz ; un serpentín de plomb, parcouru par un courant d'eau froide, sert à la réfrigération. Le thermostat est donc constamment le siège d'un échange de chaleur ; sa température doit rester constante à 0°,1 près au moins, ce qui est parfaitement réalisé avec le dispositif décrit.

Le manomètre (fig. 3) est constitué par un tube capillaire en verre épais ; le diamètre intérieur du capillaire est de 1 millimètre environ. On remplit ce manomètre au moyen d'une solution saline ou liqueur de BRODIE constituée comme suit :

NaCl	23 gr.
Taurocholate de Na	5 gr.
Solution alcoolique saturée de thymol.	0,2 cm ³
Eau distillée q. s.	500 cm ³

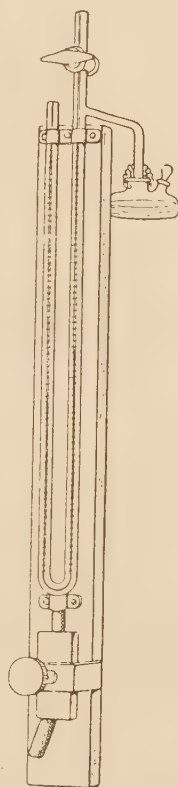


Fig. 3.

Une pareille solution a une très faible tension superficielle, est antiseptique par son thymol, est légèrement jaune ambré, enfin sa densité est telle que 10.000 millimètres équivalent à 760 millimètres de mercure.

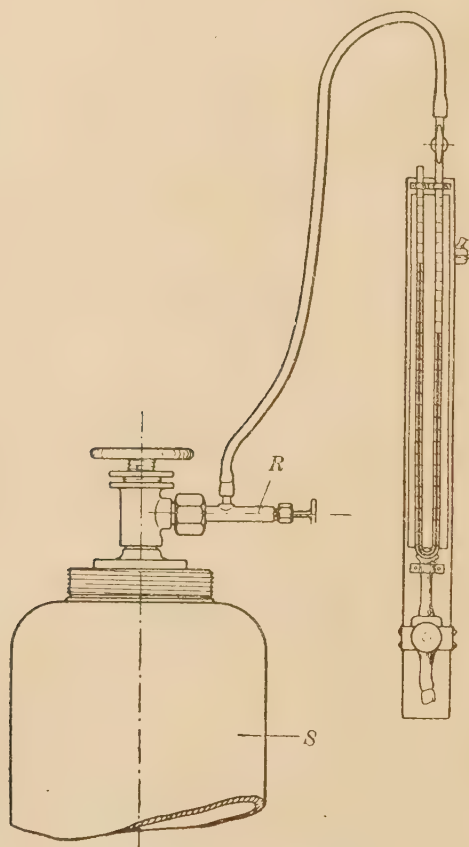


Fig. 4.

Un pareil dispositif permet d'opérer dans un mélange gazeux de composition quelconque : on adapte à l'orifice du manomètre un tube de caoutchouc en relation avec une bombe renfermant le mélange gazeux dont on veut étudier l'action (fig. 4). Le courant gazeux balaie tout le récipient et ressort par la tubulure de l'ampoule latérale. Au bout de 1 ou 2 minutes, un

courant gazeux passant sous une pression de 10 à 20 centimètres d'eau a nettoyé l'atmosphère du récipient.

Par cette méthode, il est tout aussi facile d'étudier le métabolisme dans l'oxygène pur, dans l'azote, dans les mélanges de ces gaz et de gaz carbonique, que dans l'air.

O. WARBURG a étudié par cette méthode l'action de l'oxyde de carbone, du protoxyde d'azote, de l'hydrogène sulfuré, sur le métabolisme des cellules de levure de bière. Ainsi, une foule de problèmes peuvent être résolus sans peine en quelques heures d'expérimentation, qui ne pouvaient même pas être abordés autrefois.

D'autre part, la sensibilité des mesures est augmentée dans la proportion de 1 à 100. Les mesures se font toujours à volume constant ; au moyen d'une vis de serrage comprimant plus ou moins un tube de caoutchouc rempli de liquide de BRODIE, on ramène toujours le liquide à un niveau arbitrairement choisi. Les récipients ont été tarés avec du mercure une fois pour toute, les tubes capillaires également. Le volume du système est connu à 1/10.000 près au cours d'une mesure. Comme la température du thermostat ne reste jamais rigoureusement constante, comme la pression barométrique externe peut varier du millième de sa valeur au cours de la mesure, un récipient semblable à ceux employés dans les mesures, contenant la même quantité de liquide, mais stérile, est suspendu à côté des autres dans le thermostat et sert de thermobaromètre. Les variations de pression qu'il indique servent à corriger les variations de pression lues sur les récipients en expérience.

§ 2. — Mesure de la vitesse de la consommation en oxygène.

La mesure de la consommation en oxygène se déduit d'une manière très simple de la variation de pression. Le godet central contient de la lessive de soude ou de potasse normale ; 0 cm³ 3 suffisent amplement pour absorber d'une manière pratiquement instantanée tout le CO² du récipient.

La variation de pression est donc due uniquement, dans ce cas, à la variation de volume du gaz oxygène. Soient V et P

volume et pression à l'instant où commencent les lectures, à l'instant t ils sont devenus $V + \Delta v$, $P + \Delta p$.

Δv et Δp étant petits, nous pouvons écrire :

$$P \Delta v = - V \Delta p$$

$$\Delta v = - V \frac{\Delta p}{P}$$

V est le volume du gaz à l'instant où commencent les mesures; c'est le volume du récipient moins le volume V_L du liquide; mais le liquide a dissous une certaine quantité de gaz; si α est le coefficient de BRXSEN de dissolution du gaz, il faut ajouter au volume V_g de l'atmosphère gazeuse le volume αV_L de gaz dissous. Mais αV_L est, d'après BRXSEN, le volume de gaz dissous, ramené à 0° et 760; il faut multiplier V_g par $\frac{273}{T}$ pour avoir le volume équivalent, ramené à 0°. Pour ramener le volume à la pression normale il faut multiplier par $\frac{P}{P_0}$.

La formule devient, x étant cette fois le volume de gaz disparu ramené à 0° et 760 millimètres :

$$x = - \frac{\Delta p}{P_0} \cdot V_g \frac{273}{T} + \alpha V_L$$

Preuons comme unité le millimètre, V_g et V_L seront exprimés en millimètres cubes, Δp pourra être remplacé par la hauteur de la dénivellation lue en millimètre, h ; P_0 sera égal à 10.000, le liquide manométrique étant le liquide de BRODIE précédemment décrit; le nombre x de millimètres cubes d'oxygène absorbés, ramenés à 0° et 760, sera égal à :

$$x = h \left(10^{-4} V_g \frac{273}{T} - 10^{-4} \alpha V_L \right)$$

O. WARBURG a nommé « constante de récipient », et désigné par k l'expression entre parenthèse; cette quantité, qui a les dimensions d'une surface, peut être calculée une fois pour toute, pour un récipient donné, un gaz donné, un volume de liquide donné et une température donnée.

Posons $V_g = 13$ centimètres cubes, $V_L = 2$ centimètres cubes.

A 20° $\frac{V_0}{P_0} \frac{273}{T}$ aura pour valeur 1,212 avec les unités choisies.

α pour l'oxygène à 20° a pour valeur 0,031

$$\frac{\alpha V_L}{P_0} = 0,006.$$

La « constante de récipient » aura pour valeur 1,218, pratiquement 1,22. On voit que l'on pourrait à la rigueur négliger la solubilité de l'oxygène dans le liquide.

La constante de récipient a la précieuse propriété d'être complètement indépendante de la pression extérieure. Toute lecture du baromètre est donc inutile.

Il est connu par deux lectures, qui se font chacune à 1/2 millimètre près. Si h est voisin de 100 millimètres (ce qui est bien facile à réaliser), h est connu à 1 p. 100 près. Il suffit donc que la constante de récipient soit connue à 1/500 près.

Cette méthode est complètement indépendante du degré d'acidité du milieu dans lequel sont plongées les cellules.

Il importe que les mesures soient comparables d'une série à l'autre. L'habitude s'est implantée d'exprimer la consommation en oxygène par le quotient de la quantité d'oxygène absorbé, par le poids sec des cellules étudiées, et le temps exprimé en heures. L'intensité respiratoire est ainsi définie par l'équation :

$$I_{O_2} = \frac{x}{m.t.}.$$

Cette intensité respiratoire représente les millimètres cubes d'oxygène consommés par milligramme de poids sec et par heure, ou les centimètres cubes par gramme sec et heure, ou les litres par kilo sec et par heure.

I_{O_2} est égal à 0,5 pour *Hypnum Triquetrum* (PLANTEFOL) à 20° , à 10 pour de la levure à 27° en solution minérale, à 80 pour la même levure en solution sucrée (MEYERHOF); nous verrons que I_{O_2} est voisin de 1 pour les algues en solution minérale à 20° , de 4 pour de jeunes germinations de Pois. Avec le dispositif décrit, il faut de 1/2 heure à 4 heures, selon I_{O_2} , pour mesurer cette grandeur à 1 p. 100 près, avec 5 à 50 milligrammes de poids sec de cellules.

Les méthodes chimiques décrites jusqu'ici exigeaient que l'atmosphère du récipient changeât notablement de composition ; dans une analyse de gaz, il est impossible de mesurer avec une précision suffisante une variation de volume du millièrne de la quantité totale ; il faut pratiquement que la quantité de CO^2 produite soit au moins égale à 1 p. 100 du volume total du gaz. dans ces conditions, la consommation de l'oxygène est à peine mesurable avec une bonne précision.

Ici au contraire, la disparition de 20 millimètres cubes d'oxygène dans un récipient de 15 centimètres cubes donne une dénivellation de 17 millimètres, qui est déjà bien mesurable. La consommation du centième de la quantité d'oxygène présente, soit 130 millimètres cubes (le récipient étant supposé plein d'oxygène pur), est déjà plus que suffisante pour faire une excellente mesure.

Il n'est pas exagéré de dire que la méthode manométrique, tout en restant aussi précise que la méthode chimique, est cent fois plus sensible qu'elle, et permet d'atteindre des phénomènes inaccessibles aux anciennes méthodes. Elle représente, non seulement une économie de temps et de matériel, mais encore une méthode d'investigation physiologique admirablement adaptée à son objet.

§ 3. — Mesure du quotient respiratoire en milieu neutre par la solubilité du gaz carbonique.

La méthode précédente ne permet que la mesure de la consommation en oxygène, dans une atmosphère dépourvue de CO^2 . Ces conditions ne sont pas les conditions physiologiques, surtout lorsqu'il s'agit de cellules animales. O. WARBURG (1924) a décrit une méthode permettant de mesurer simultanément la consommation de O^2 et la production de CO^2 , en présence d'une pression quelconque, mais non infiniment petite, de CO^2 .

La méthode de WARBURG est fondée sur la différence très grande de solubilité entre le CO^2 et le O^2 à 20° ; le coefficient de solubilité de O^2 est de 0,031, et est presque négligeable, celui du CO^2 est 0,90, 30 fois plus grand ; le liquide se comporte

vis-à-vis du CO^2 à peu près comme s'il n'existait pas, tandis qu'il forme au contraire une masse presque imperméable à l'oxygène.

Imaginons deux récipients semblables, tels que ceux figurés en 5, l'un aux deux tiers plein de liquide, l'autre ne contenant que le cinquième de son volume de liquide. Dans le premier, l'espace offert au CO^2 est presque égal à V , celui offert à O^2 est $\frac{V}{3}$; dans le second, l'espace offert à CO^2 est à peine plus grand, mais celui offert à O^2 est $\frac{4V}{3}$ c'est-à-dire presque 2 fois 5 plus

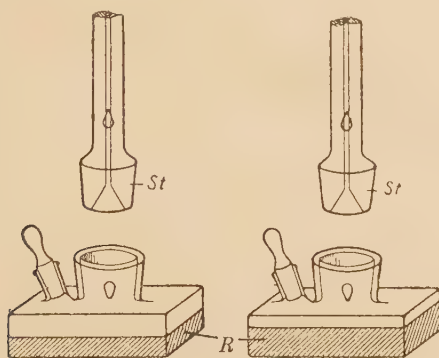


Fig. 5.

grand. Dans le premier, la consommation en oxygène se traduira par une dénivellation considérable du liquide manométrique; dans le second, la dénivellation sera beaucoup plus faible.

En d'autres termes, les « Constantes de récipient », auront des valeurs différentes d'un gaz à l'autre et d'un récipient à l'autre; pour le récipient n° 1, on aura k_{O^2} , k_{CO^2} pour O^2 et CO^2 , K_{O^2} et K_{CO^2} pour le récipient 2; pour le récipient 1, nous observerons une dénivellation h , pour 2 une dénivellation H .

Les quantités de cellules placées dans l'un et l'autre récipient étant par hypothèse égales, les quantités x_{O^2} et x_{CO^2} seront égales dans l'un et l'autre récipient. Le quotient respiratoire :

$$\gamma = \frac{x_{\text{CO}^2}}{x_{\text{O}^2}}$$

aura pour valeur :

$$\gamma = \frac{K_{CO^2} \cdot h_{CO^2}}{K_{O^2} \cdot k_{O^2}} \quad \frac{HK_{O^2} - hk_{O^2}}{hk_{CO^2} - HK_{CO^2}}$$

Les quantités x_{O^2} et x_{CO^2} auront pour valeur :

$$x_{O^2} = h \left[\frac{k_{CO^2} \cdot k_{O^2}}{k_{CO^2} + v k_{O^2}} \right]$$

$$x_{CO^2} = h \left[\frac{k_{CO^2} \cdot K_{O^2}}{\frac{h_{CO^2}}{\gamma} + k_{O^2}} \right]$$

Il faut faire attention que dans ces formules, γ est pris en valeur algébrique, c'est-à-dire que γ a une valeur négative (L'oxygène est absorbé, le gaz carbonique rejeté).

Je renvoie pour le détail des calculs et la discussion des formules, au livre de O. WARBURG « Métabolisme cellulaire et métabolisme des tumeurs ». En s'arrangeant pour que x_{O^2} dépasse 100 millimètres cubes avec des V_g et des V_L convenables, γ est déterminé à moins de 1 p. 100 près. Le quotient respiratoire est donné ici avec une précision au moins égale à celle que donnent les mesures chimiques.

C'est cette méthode qui a servi à O. WARBURG dans ses recherches sur l'assimilation chlorophyllienne chez *Chlorella*. Les signes de x_{CO^2} et de x_{O^2} sont alors changés, mais les formules subsistent intégralement.

Faisons remarquer que la méthode décrite ici suppose un équilibre entre une solution de bicarbonate et une atmosphère contenant du CO^2 , à une teneur que l'on ne peut guère faire varier qu'entre 1 et 20 p. 100. Dans ces conditions, le pH de la solution ne peut varier qu'entre des limites relativement étroites : entre 6 et 8 pratiquement. Ce pH est donné par la relation de HASSELBACH.

$$pH = 6,14 + \log \frac{[NaH CO^3]}{[CO^2]}.$$

La méthode impose donc nécessairement des conditions qui sont d'ailleurs les conditions normales pour la plupart des cellules.

Dans la partie expérimentale de ce travail, je donnerai en exemple numérique une mesure faite avec la méthode ici décrite.

§ 4. — Mesure du quotient respiratoire par la méthode de déplacement.

La méthode de WARBURG, précédemment décrite, qui exige des récipients spéciaux, et qui ne s'applique qu'entre des limites de pH assez étroites, peut être contrôlée par une seconde méthode, utilisant les récipients décrits au paragraphe 1^{er}, et qui s'applique quel que soit le degré d'acidité du milieu.

Cette seconde méthode consiste à mesurer le CO^2 produit en bloc pendant le temps t . Elle exige trois récipients, A, B, C, contenant tous trois le même volume de solution, la même quantité de cellules.

A sert à la mesure de I_{02} , comme il est décrit en 2, en présence de lessive de soude.

B sert à la mesure de la quantité de CO^2 combiné existant dans la suspension de cellules à l'instant initial. B ne contient pas de lessive de soude dans son godet central, mais $0\text{ cm}^3 5$ d'une solution d'un acide fixe dans l'ampoule latérale.

C sert à la mesure de la quantité de CO^2 à la fin de la mesure et est disposé comme B.

A, est rempli d'air (ou d'oxygène), B et C des mêmes gaz à 5 p. 100 de CO^2 , les 3 récipients sont placés dans le thermostat; au bout d'une dizaine de minutes, l'équilibre de température et des mélanges gazeux étant établi, les lectures commencent, en A, B et C. On incline aussitôt après le récipient B, de manière à aciduler la suspension de cellules de B. Au bout de 15 minutes, tout le CO^2 chimiquement combiné que contenait B est chassé; soit b le volume du gaz dégagé.

Au bout du temps voulu, 1 heure ou 2, on note l'oxygène consommé en A, soit a , on acidule en C; soit c le volume de gaz dégagé depuis l'instant initial, pendant la durée de la mesure, et la réaction de l'acide.

Il s'est formé en C :

$$c - b$$

de CO^2 pendant la durée de la mesure.

Dans C, il a disparu, comme en A, a millimètres cubes d'oxygène, le volume gazeux est devenu plus petit de a millimètres

cubes à la place de ce volume d'oxygène apparaît un volume de CO_2 un peu plus grand, en raison de sa solubilité dans l'eau, qui est $\frac{k_{\text{CO}_2}}{k_{\text{O}_2}} a$; comme il a apparu $c - b$ millimètres de gaz en outre, pendant la marche de la réaction la quantité totale de CO_2 produite est bien $\frac{k_{\text{CO}_2}}{k_{\text{O}_2}} a + c - b$.

Cette méthode a l'avantage de ne point exiger la connaissance du coefficient de solubilité du CO_2 pour la suspension cellulaire en milieu neutre, d'être indépendante du CO_2 chimiquement combiné; en raison de l'affinité des cellules pour le CO_2 , le coefficient de solubilité d'une suspension peut être différent de celui de l'eau, si la suspension cellulaire est épaisse. La méthode par déplacement du CO_2 est donc préférable toutes les fois qu'il faut employer beaucoup de cellules; la méthode fondée sur la solubilité du CO_2 est préférable lorsque l'on peut opérer sur de faibles quantités de matière vivante (mesures d'assimilation chlorophyllienne, mesures faites à 37°5).

La précision de la mesure dans la méthode par déplacement sera d'autant plus grande que $c - b$ sera plus grand, c'est-à-dire que b sera plus petit. B et C renfermeront donc des solutions de Ringer sans bicarbonate. 2 centimètres cubes d'une solution millinormale de bicarbonate de Na dégagent déjà 44 mm³ 8 de CO_2 , c'est-à-dire une quantité relativement élevée, mesurable manométriquement, impossible à mesurer par la titrimétrie chimique ordinaire.

Lorsque le quotient respiratoire est très supérieur à 1, ou au moins le quotient respiratoire apparent, une troisième méthode, plus simple que les deux autres peut-être employée avec succès. 2 récipients, A et B suffisent; A pour l'intensité respiratoire en présence de potasse, B pour mesurer la différence $\text{CO}_2 - \text{O}_2$. En A, on a une solution de RINGER sans bicarbonate, et l'atmosphère du récipient est de l'air ou de l'oxygène. En B, on place une solution de RINGER 0,015 N en bicarbonate de Na, et on remplace l'atmosphère du récipient par de l'air à 5 p. 100 de CO_2 . La respiration en B ne se fait par conséquent pas dans des conditions identiques à celles qui règnent en A; il faut s'assurer au préalable, par l'une des deux méthodes précédentes, que cette dernière méthode est valable.

Soit h millimètres la dénivellation qui s'est produite en B pendant le temps t ; il a apparu :

$$hk_{\text{CO}^2} \text{ millimètres cubes de CO}^2.$$

Mais en même temps, les cellules de B ont consommé, tout comme les cellules de A, x_{O^2} millimètres cubes d'oxygène, le volume gazeux de B est devenu plus petit que x_{O^2} ; ce vide a été rempli par du CO^2 , mais ce CO^2 s'est partiellement dissout, de sorte qu'il est apparu en plus :

$$\frac{x_{\text{O}^2}}{h_{\text{O}^2}} k_{\text{CO}^2} \text{ millimètres cubes de CO}^2$$

et la quantité totale de CO^2 produite est :

$$x_{\text{CO}^2} = k_{\text{CO}^2} \left[h - \frac{x_{\text{O}^2}}{h_{\text{O}^2}} \right].$$

x_{O^2} est compté ici en valeur absolue.

Cette méthode, comme celle de WARBURG décrite au paragraphe précédent, ne s'applique qu'aux solutions de bicarbonate en équilibre avec du CO^2 : elle ne peut s'appliquer qu'à des $p\text{H}$ compris entre 6 et 8, et encore en choisissant soigneusement pour chaque $p\text{H}$ la teneur en bicarbonate de la solution et la teneur en CO^2 de l'atmosphère du récipient.

Elle est tout aussi précise que les méthodes précédentes, si k_{CO^2} peut être calculé en considérant la solubilité du CO^2 dans les cellules comme peu différente de la solubilité du CO^2 dans la solution. J'ai employé cette méthode pour étudier le dégagement de CO^2 en présence de KCN, qui correspond à un quotient respiratoire apparent voisin de 2. Il serait dans ce cas impossible d'employer la méthode de déplacement par un acide, car KCN est volatil. Par contre, la méthode de WARBURG serait parfaitement applicable.

Pratiquement, j'ai toujours employé une solution 0,015 N en bicarbonate, une teneur en CO^2 de 5 p. 100 dans l'atmosphère du récipient. La concentration en CO^2 libre de la solution est, en molécules par litre :

$$[\text{CO}^2] = \frac{5}{100} \cdot \frac{\alpha_{\text{CO}^2}}{22,4} = 5 \cdot 10^{-2} \cdot \frac{0,90}{22,4} = 2,01 \cdot 10^{-3}.$$

Le pH est, d'après l'équation de HENDERSON-HASSELBALCH :

$$pH = 6,14 + \log \frac{4,5 \cdot 10^{-2}}{2 \cdot 10^{-3}} = 7,016.$$

Ainsi les méthodes manométriques permettent de mesurer une même grandeur, le quotient respiratoire, par deux, sinon trois procédés entièrement différents qui se contrôlent l'un l'autre.

§ 5. — Mesure de l'intensité de la fermentation dans l'azote et dans l'air.

La mesure de l'intensité de la fermentation est tout aussi simple que celle de l'intensité respiratoire, dans les deux cas particuliers suivants :

1° L'unique acide produit dans la fermentation est du CO^2 . Dans ce cas, il est facile de faire les mesures, soit en milieu neutre, en présence d'un équilibre entre bicarbonate et carbonate, soit en milieu acide ($pH < 5$).

2° Les produits de fermentation, sont, pour partie, des acides organiques fixes et du CO^2 ; dans ces conditions, en présence de bicarbonate et de CO^2 , il est facile de mesurer la formation de l'ensemble des acides fixes et volatils, et de mesurer, par différence entre la teneur en bicarbonate au début et à la fin de l'opération, les acides fixes formés.

Il n'a pas encore été élaboré de méthode permettant de mesurer la formation d'acides fixes en milieu acide.

Considérons une solution de RINGER contenant 0,015 molécule par litre de bicarbonate, en équilibre avec une atmosphère d'azote à 5 p. 100 de CO^2 ; nous supposons l'azote bien débarrassé d'oxygène. La quantité de CO^2 produite est, en fonction de l'augmentation h de pression observée :

$$x_{CO^2} = h k_{CO^2} = h \left[\frac{V_G}{P_0} \frac{273}{T} + \frac{\alpha V_L}{P_0} \right].$$

α étant le coefficient de solubilité de BUNSEN du CO^2 à la température considérée.

La mesure se fait dans des récipients semblables à ceux décrits au paragraphe 2. Reprenons l'exemple numérique donné

alors : α , à 20°, pour le CO^2 , vaut 0,90 ; pour un V_L de 2 centimètres cubes $\frac{\alpha V_L}{P_0} = 0,18$,

$$k_{\text{CO}^2} = 1,21 + 0,18 = 1,39.$$

L'intensité de la fermentation s'exprime comme l'intensité respiratoire par le quotient :

$$F_{\text{CO}^2}^{\text{N}^2} = \frac{hk_{\text{CO}^2}}{m.t.} = \frac{x_{\text{CO}^2}}{m.t.}$$

Il est indispensable de mettre en indice supérieur N^2 pour indiquer que la mesure se fait dans l'azote, en indice inférieur CO^2 pour indiquer qu'il s'agit du CO^2 dégagé ; certaines fermentations produisent des acides organiques, de l'hydrogène, etc.

Il y a lieu de distinguer une intensité de fermentation $F_{\text{CO}^2}^{\text{O}^2}$ en présence d'air, intensité qui est naturellement très élevée chez la levure, et qui par un artifice peut être retrouvée chez toutes les autres cellules. Cette intensité de fermentation dans l'air se mesure d'après la seconde méthode décrite au paragraphe 4. Il faut admettre que le CO^2 qui se dégage en présence d'air est la somme du CO^2 de la respiration que l'on suppose égal à l'oxygène consommé (le quotient respiratoire est supposé égal à 1), et du CO^2 de la fermentation.

On a alors par définition :

$$F_{\text{CO}^2}^{\text{O}^2} = \frac{x_{\text{CO}^2} - x_{\text{O}^2}}{m.t.}$$

x_{CO^2} est le CO^2 total dégagé dans l'air par les cellules à la fois en train de respirer et de fermenter.

x_{O^2} est, en valeur absolue, l'oxygène absorbé par les cellules dans les conditions où elles fermentent.

Étant donné que le quotient respiratoire n'est jamais notablement supérieur à 1, et lui est souvent inférieur (oxydation des graisses et des protéiques), l'intensité de la fermentation dans l'air, définie ainsi qu'il vient d'être fait, représente en réalité une valeur minima de l'intensité de la fermentation. Cette intensité de fermentation dans l'air a un grand intérêt théorique, mais ne représente pas une grandeur immédiatement accessible à l'expérience, comme les autres grandeurs précédemment définies.

Jusqu'ici, j'ai considéré le CO^2 dégagé en milieu bicarbonaté, comme représentant l'intensité de la fermentation. Dans beaucoup de cas, ce CO^2 provient, pour une part, directement de la fermentation du sucre, pour une part de la réaction d'acides organiques formés au cours de la fermentation sur le bicarbonate de la solution. Il est aisé de faire le départ entre ces deux sortes de CO^2 . Il suffit pour cela de deux récipients A et B, tous deux contenant la même quantité de la même suspension de cellules, tous deux contenant dans leur ampoule latérale la même quantité d'une solution d'un acide fixe, par exemple 0 cm^3 5 d'acide citrique à 5 p. 100. Les récipients sont remplis d'un mélange d'azote à 5 p. 100 de CO^2 .

Lorsque l'équilibre est établi dans les deux récipients, on note les pressions, on acidule en A, on laisse marcher la fermentation en B. Cette première opération donne, d'après l'augmentation de pression observée en A, la quantité initiale a de bicarbonate de la solution.

Au bout du temps t , il s'est formé, au cours de la fermentation dans B, b_1 millimètres cubes d'acide carbonique. On acidule alors en B; la teneur de B en bicarbonate est devenue plus petite et égale à b_2 . Il est clair que la quantité d'acide apparue est proportionnelle à :

$$a - b_2$$

Et la quantité de CO^2 provenant directement de la fermentation est :

$$b_2 + b_1 - a.$$

Les acides qui apparaissent généralement dans les fermentations, acides lactique, acétique, succinique, butyrique, etc..., sont assez forts pour réagir, à condition que le $p\text{H}$ reste > 7 , complètement avec le bicarbonate de la solution; selon la réaction :



A x millimètres cubes de CO^2 , correspondent $\frac{x}{2,24} 10^{-7}$ moles d'acide. Il est possible de mesurer la formation de la millionième partie d'une molécule-gramme d'acide. Aucune

méthode chimique ne permet, ni en milieu neutre, ni en milieu pouvant s'acidifier, d'arriver à une pareille sensibilité.

Il est évident que la méthode marche aussi bien si :

$$b_1 + b_2 - a = 0$$

c'est-à-dire si la fermentation ne produit que des acides fixes, s'il s'agit d'une fermentation lactique pure par exemple.

Au cas où il se formerait un autre gaz que CO^2 , un troisième récipient C contenant de l'azote sans CO^2 , et de la lessive de soude dans son godet central, renseignerait sur la quantité de gaz autre que CO^2 .

CHAPITRE II

LA PHYSIOLOGIE DE LA RESPIRATION CHEZ LES ALGUES INFÉRIEURES

- § 1. Espèces étudiées et techniques employées.
- § 2. Physiologie de la respiration chez *Chlorella*.
- § 3. Respiration de diverses espèces d'Algues inférieures.

§ 1. — Espèces étudiées et techniques employées.

Les techniques manométriques ont été imaginées pour étudier le métabolisme des suspensions cellulaires. Il était naturel de les appliquer à l'étude du métabolisme des algues inférieures. O. WARBURG (1921) avait déjà étudié par ce moyen l'assimilation chlorophyllienne et la respiration de *Chlorella*. EMERSON (1927) avait entrepris des recherches parallèles aux miennes sur le métabolisme de *Chlorella*. Etant donnée que l'étude de cette espèce était déjà fort avancée, il était nécessaire d'étendre mes investigations à des espèces autres que *Chlorella*. Afin d'avoir un point de départ solide, j'ai repris l'étude détaillée du métabolisme respiratoire de *Chlorella*, et l'étude de son métabolisme de fermentation, qui était encore complètement inconnu, sur une culture pure de *Chlorelles* provenant du laboratoire même du professeur WARBURG.

D'autre part, je dois à l'obligeance de M. le Privat-Dozent, W. VISCHER, de Bâle, des cultures pures d'une série d'autres espèces d'algues inférieures. Voici les espèces étudiées, et leur place dans la classification, d'après OLTMANN, 1923.

Protococcales. <i>Scenedesmaceæ</i>	{ <i>Chlorellapyrenoidea</i> (Chick).
	{ <i>Scenedesmus Basiliensis</i>
	{ (Chodat).
	{ <i>Cœlastrum Proboscideum</i> .

reçoivent tous 1 centimètre cube de la suspension d'algues, et 0 cm³ 3 de lessive de soude normale dans le godet central ; un reçoit 1 centimètre cube de solution de RINGER ; les quatre autres reçoivent 1 centimètre cube d'une solution d'un corps organique dont on veut étudier l'action. Les éléments de la solution minérale se sont donc toujours trouvés présents simultanément avec la substance organique dont on voulait étudier l'action.

Les concentrations indiquées dans la suite de ce travail, celles indiquées dans les tableaux de chiffres en particulier, représentent toujours les concentrations finales dans le mélange, et non les concentrations des solutions diverses employées. La méthode permet donc d'étudier en une même opération, comparativement, l'action d'une série de substances, ou de mesurer des coefficients divers, I_{O_2} , $F_{CO_2}^{N_2}$, $F_{CO_2}^{O_2}$, etc...

D'autre part, l'ampoule latérale permet d'introduire dans la suspension cellulaire, au cours même de la mesure, une seconde substance dont on veut étudier l'action : il suffit d'incliner le système de 70° environ. C'est par ce procédé que j'ai généralement étudié l'action des colorants. Une après-midi suffit par exemple pour connaître l'action de 4 corps employés seuls, ou concurremment avec un cinquième. Avec 12 récipients, on peut étudier d'un coup l'action de 10 corps, seuls et conjointement avec un onzième. L'économie de temps par rapport aux anciens procédés est donc considérable. Les lectures se font toutes les demi-heures ou toutes les heures, selon la vitesse d'absorption ; une expérience ne dure pas beaucoup plus de temps, qu'elle porte sur 1, 2 ou 12 récipients à la fois.

Les méthodes manométriques sont essentiellement des méthodes de travail en série.

Avant d'être plongé dans le thermostat, le récipient ajusté au manomètre était enveloppé d'une triple épaisseur de papier d'étain, papier maintenu par des élastiques en caoutchouc. Récipients et manomètres étaient agités à raison de 2 secousses à la seconde. Le chauffage du thermostat a été réglé à 20°2.

Après l'expérience, les contenus de tous les récipients étaient mélangés, les récipients lavés, et l'eau de lavage ajoutée à la suspension obtenue. Cette suspension était centrifugée deux fois après lavage à l'eau distillée, le culot de centrifugation

était ensuite séché à poids constant à 105°, sur un verre de montre taré et pesé. Le poids sec des cellules d'un récipient se déduisait du poids obtenu dans cette opération, par division par le nombre de récipients employés. Les erreurs possibles dans cette opération sont nombreuses : perte d'une certaine quantité d'algues au cours des manipulations, erreur due à l'hygroscopicité du verre, et surtout de la masse d'algues sèches. Les poids secs mesurés variaient de 30 à 60 milligrammes, sur lesquels une erreur de 1 à 2 milligrammes était possible pour les causes indiquées. C'est l'erreur sur la détermination du poids sec qui limite la précision des mesures à 3 p. 100 environ, alors que l'erreur sur les mesures des volumes gazeux reste de l'ordre de 1 à 2 p. 100. Les variations à mesurer étant de l'ordre de 100 p. 100, cette précision suffisait.

§ 1. — Physiologie de la respiration chez *Chlorella*.

L'intensité respiratoire de *Chlorella* dépend de l'état physiologique de la cellule, des conditions dans lesquelles l'algue a été cultivée. Si l'on prend des cultures développées à une faible lumière, on constate que l'intensité respiratoire baisse au cours de la mesure, pour atteindre au bout de deux ou trois heures une limite inférieure plus ou moins bien définie. Si les cellules sont tout à fait sous alimentées, l'intensité respiratoire finit par n'être plus mesurable.

Le tableau 1 montre que l'intensité respiratoire peut prendre en somme toutes les valeurs comprises entre une valeur limite supérieure et 0. Ce fait a été signalé déjà chez beaucoup de microorganismes, et notamment par HÉE (1927) chez *Stigmatocystis nigra*.

L'intensité respiratoire est donc essentiellement fonction des conditions de culture, et fonction du milieu.

Le tableau 2 montre que l'intensité respiratoire prend au contraire une valeur relativement bien définie en solution de glucose, valeur qui ne dépend plus, ou du moins très peu, de l'histoire antérieure de la cellule, qui ne dépend pas non plus, entre de très larges limites, de la concentration de la solution de glucose employée.

TABLEAU 1. — *Chute de l'intensité respiratoire chez Chlorella cultivée à une lumière atténuée (Toutes les Algues appartiennent à la même lignée).*

Dates	Poids mgr	Milieu étudié	I ₀ ² après				
			45'	1 h. 30	2 h. 30	3 h. 30	4 h. 30
23 XI . . .	42	Solution minérale	2,2	4,6	4,0	0,9	0,9
24 XI . . .	14	id.	2,0	1,2	0,9	0,8	0,75
2 XII . . .	8	id.	1,5	1,0	0,7	0,5	0,5
4 XII . . .	6	id.	1,3	0,7	< 0,4	< 0,4	< 0,4

TABLEAU 2. — *Constance de l'intensité respiratoire en présence de glucose quelle que soit la concentration.*

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Milieu étudié	I ₀ ² en présence de sucre	I ₀ ² témoins
15 X . . .	3	8	Solution de glucose à 0,45 p. 100	6,4	4,2
14 XI . . .	6	18	id.	5,6	4,0
23 XI . . .	3	12	id.	4	4,0
25 XI . . .	5	10	id.	4	0,6
17 I . . .	1	14	id.	4	0,6
18 III . . .	1	25	id.	4	1,3
18 XU . . .	1/2	20	id.	0,5	0,2

Ces deux séries d'expériences montrent donc qu'il n'y a pas lieu de calculer la différence entre l'intensité respiratoire sans glucose et avec glucose, encore moins de déterminer de combien l'intensité respiratoire en présence de glucose est multipliée par rapport à l'intensité respiratoire sans glucose. Ces deux valeurs, surtout la seconde, varieraient entre de trop larges limites pour présenter un intérêt quelconque. Il est beaucoup plus simple de choisir la valeur moyenne de l'intensité respiratoire en présence de glucose. Cette valeur est expérimentalement assez bien définie pour pouvoir servir de point de repère d'une expérience à l'autre. Je montrerai au chapitre III que les algues se comportent, vis-à-vis d'un grand nombre de

corps organiques exactement de la façon dont elles se comportent vis-à-vis du glucose.

Il est clair que dans ces conditions, l'action d'un corps sur la respiration sera d'autant plus nette que la respiration de l'algue en solution minérale sera elle-même plus faible. C'est pourquoi j'ai systématiquement utilisé dans mes recherches des algues sous-alimentées, cultivées à une lumière atténuée. La distinction entre les corps est ainsi rendue facile.

Faute d'avoir pris cette précaution, EMERSON, travaillant sur la même lignée d'algues que moi, avec le même appareillage, dans le même Institut, à la même époque, est arrivé à des résultats différents; pour lui, seuls les hexoses ont une action nette sur la respiration; les autres corps ont d'après lui une action très faible, pratiquement négligeable. Je considère les résultats d'EMERSON comme corrects si l'on s'en tient à l'expérience terre à terre. EMERSON a toujours cultivé ses algues à 50 centimètres d'une lampe de 500 watts (1.000 bougies), soit à un éclairage de l'ordre de 4.000 bougies mètres. En utilisant moi-même cette technique, j'ai retrouvé des résultats analogues à ceux d'EMERSON. Dans ces conditions de culture, les Chlorelles, bourrées de réserves hydrocarbonées, atteignent à une intensité respiratoire élevée en solution minérale, qui masque presque complètement le phénomène à étudier.

EMERSON est même arrivé à supprimer toute influence du glucose lui-même : il cultive les algues plusieurs jours à la lumière sur solution glucosée, puis étudie la respiration; il trouve que l'intensité respiratoire est alors la même en milieu minéral et en milieu sucré, et égale à celle d'algues quelconques étudiées en solution de glucose. En d'autres termes, il est possible d'obtenir des algues tellement gorgées de réserves nutritives que l'addition de sucre au milieu extérieur ne modifie plus la respiration. C'est la meilleure preuve que la respiration cellulaire est fonction, et de toute l'histoire antérieure de la cellule, et du milieu où se trouve la cellule à l'instant considéré.

Je donne ci-contre le protocole expérimental de la mesure du quotient respiratoire en présence de glucose, par la méthode fondée sur la solubilité du CO_2 . Ce quotient respiratoire est égal à 1 aux erreurs d'expériences près, ce qui permet de con-

sidérer que le glucose est réellement oxydé dans le phénomène respiratoire.

A titre de comparaison, je donne à côté le protocole expérimental de la mesure du quotient respiratoire en présence de butyrate de soude, par la méthode de déplacement du CO_2 total par un acide. Le quotient respiratoire est alors de 0,89, ce qui permet de penser que dans ce cas, le butyrate de soude est également brûlé par les cellules d'algues. En d'autres termes, tout se passe comme si les cellules d'algues catalysaient l'oxydation à froid des molécules organiques introduites dans la solution.

TABLEAU 3. — *Mesure du quotient respiratoire en présence de glucose par la méthode fondée sur la solubilité du gaz carbonique ; comparaison avec la méthode par absorption du CO_2 pour l'intensité respiratoire.*

1° Constantes des récipients.

Récipient n°	V_T (h = 150) mm ³	V_L	V_G	K_{O_2}	K_{CO_2}	$K_{O_2}K_{CO_2}$
11	13.380	3.000	40.380	0,98	1,23	1,205
12	14.300	8.000	6.300	0,62	1,30	0,806
20	14.910	2.000	12.410	1,16		

2° Variations manométriques observées, corrigées des variations de température et de pression, notées en T_1 et T_2 ; en 20 la mesure se fait par absorption de l'oxygène par 0,5 cm³ de soude normale ; 9 mgr. d'algues par récipient.

Temps en heure	T_1	11	12	T_2	20
16,00	— 5	— 6	— 8	— 1	— 22
17,00	+ 2	— 10	— 39	+ 2	— 41
18,00	+ 7	— 20	— 80	+ 3	— 82
I_{O_2} ($\gamma = 1$)		5,35	5,27	5,25	

$$\gamma = \frac{1,23 \times 1,30}{0,98 \times 0,62} \cdot \frac{80 \times 0,62 - 20 \times 0,98}{80 \times 1,30 - 20 \times 1,23} = 1,00.$$

TABLEAU 4. — *Mesure du quotient respiratoire en présence de butyrate de Na par la méthode de déplacement du CO² par un acide fort.*

N° des récipients		22	23	24	25
Constantes { O ² : K _{O²} pour { CO ² : K _{CO²}		1,08	1,08	1,14 1,31	1,12 1,30
Utilisation du récipient		O ² consommé	O ² consommé	CO ² formé	CO ² initial
Substance introduite dans	la cavité principale	Solution minérale	Butyrate de Na	Butyrate Na	Butyrate Na
	le godet central	0,5 cm ³ NaOH	0,5 cm ³ NaOH		
	l'ampoule latérale			0,5 HCl N	0,5 HCl N
Instant initial des mesures	12,00	0	0	0	0
		— 16	— 56	— 30	— 32
Mesure du CO ² initial	12,30	— 8	— 28	— 15	— 16
	13,00	— 16	— 58	— 32	+ 153
	13,30	— 25	— 82	— 53	
Mesure du CO ² formé	13,30	— 18	— 48	— 42	
	16,00	— 70	— 198	— 156	
	16,30			+ 117	

O² consommé de 12 h. 30 à 16,00 $170 \times 1,08 = 184 \text{ mm}^3$.

CO² produit de 12 h. 30 à 16,00

$$\frac{1,31}{1,14} 184 + (117 - 153) 1,30 = 165.$$

$$\frac{\text{CO}^2}{\text{O}^2} = \frac{165}{184} = 0,89.$$

§ 3. — Respiration des diverses espèces d'algues inférieures.

Le tableau 3 montre que l'intensité respiratoire des diverses espèces étudiées reste du même ordre de grandeur, au moins en solution minérale. Les trois Protococcales, et *Stichococcus* sont sensibles à l'action du glucose. *Hæmatococcus*, *Pseudendoclonium* ne sont pas sensibles à l'action du sucre. A cela il faut remarquer que *Hæmatococcus* a été étudié à l'état de grosses cellules rouges les « Dauerzellen » qui naturellement sont bourrées de réserves. Les phénomènes décrits au paragraphe précédent nous permettent de nous représenter la respiration comme dépendant essentiellement des conditions physiologiques dans lesquelles se trouve la cellule considérée. Il est naturel de constater que, toutes les fois qu'il y a accumulation de réserves à l'intérieur de la cellule, celle-ci devient indépendante du milieu extérieur.

TABLEAU 3. — Intensités respiratoires des diverses espèces d'algues.

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Espèce étudiée	I _O ² Sol. minérale	I _O ² Glucose 1 p. 100
23 XI	3	12	<i>Chlorella pyrenoides</i>	1,0	5,0
10 I	3	14	<i>Scenedesmus Basiliensis</i>	1,4	6,0
11 I	5	7	<i>Celastrum proboscideum</i>	1,7	12,7
21 I	3	15	<i>Stichococcus bacillaris</i>	1,4	6,2
11 II	5	9	<i>Pseudendoclonium Basiliense</i>	1,4	1,1
14 I	5	11	<i>Hæmatococcus pluvialis</i>	1,8	4,8

Le cas de *Pseudendoclonium* peut, lui, sembler aberrant. Nous verrons au chapitre suivant que l'exception présentée par *Pseudendoclonium* est plus apparente que réelle.

Il ne semble pas y avoir de relation entre la taille des cellules et l'intensité respiratoire.

CHAPITRE III

LES CORPS CAPABLES DE MODIFIER LA RESPIRATION CHEZ LES ALGUES PROTOCOCCACÉES

- § 1. Existence du groupement carboxyle $C = O$ dans les molécules augmentant l'intensité respiratoire par leur propre oxydation.
- § 2. Théorie sur l'action des mélanges de deux corps.
- § 3. Augmentation catalytique de la respiration par les colorants vitaux.
- § 4. Généralisation à des espèces autres que *Chlorella*.
- § 5. Les corps qui suspendent les oxydations.

§ 1. — Existence du groupement carboxyle $C = O$ dans les molécules augmentant l'intensité respiratoire chez les algues.

SCHÜTZENBERGER (1884), von FÜRTH (1922) et ses collaborateurs LIEBEN et LUNDIN (1923) ont montré que la levure est capable de respirer, non seulement aux dépens du sucre, mais encore aux dépens de produits de la fermentation alcoolique : alcool, acide acétique, acide lactique. La levure, non seulement oxyde ces corps en présence d'air, mais encore en assimile une quantité au moins égale à la quantité qu'elle brûle, pour en faire son glycogène propre. O. MEYERHOF (1925) a montré que ce phénomène est propre aux hexoses, aux corps intervenant comme produits intermédiaires, ou produits finaux dans la fermentation alcoolique, et à ceux-là seuls. En d'autres termes; ce n'est pas la fonction chimique, ce n'est pas le poids moléculaire, qui permettent de décider si une molécule modifiera ou non la respiration de la levure, c'est le fait pour le corps d'être

ou non un des corps intervenant à un stade quelconque de la fermentation alcoolique.

C'est ainsi que seule de toutes les aldéhydes, l'aldéhyde éthylique, seul de tous les alcools, l'alcool éthylique ont le pouvoir de modifier la fermentation alcoolique. Le tableau 6, emprunté à un mémoire de O. MEYERHOF (1925), montre la netteté de ce déterminisme.

TABLEAU 6. — *Augmentation de l'intensité respiratoire de la levure de bière (levure haute) par les divers corps de la série grasse, d'après O. MEYERHOF (1925).*

Alcools, Sucres	I ₀ ²	I ₀ ² témoins	Aldéhydes	I ₀ ²	I ₀ ² témoins	Acides	I ₀ ²	I ₀ ² témoins
Méthylque . .	40,3	9,7	Formique . .	11,2	10,3	Formique . .		
Ethylique . .	65	»	Acétique . .	74	9,7	Acétique . .	53	9,7
Propylique . .	12,3	11,2	Propylique . .	12,4	10,3	Propionique .	6,0	9,7
Glycérine . .	11,0	10,3	Méthylglyoxal.	66	»	Lactique . .	76	11,0
Ald. glycérique	14,3	»	Dioxyacétone .	18		Pyruvique . .	61,5	8,8
Glycérophos-			Acétone . . .	5,6	9,7	Butyrique . .	2,2	9,4
phate	8,3	»	Acétoïne . .	12,4	11,0	Tartrique . .	9,7	9,4
Glycol éthyli-			Acétaldol . .	6,3	6,6	Succinique .	9,4	9,4
que	8,3	»				Glycocolle . .	10,3	9,4
Glucose . . .	69	8,4				Alanine . . .	9,4	11,3
Lévuiose . .	66	9,3				Asparagine .	7,0	10,3
Saccharose .	106	9,4						
Maltose . . .	40	»						
Galactose . .	16	10,3						

La facilité avec laquelle les cellules d'algues Protococcacées réagissent aux molécules diverses, m'a engagé à rechercher quel est dans ce cas, le déterminisme de l'action des divers corps.

L'expérience a montré que les algues Protococcacées se comportent d'une manière complètement différente de la levure; cependant ainsi que je le montrerai plus loin, ces algues possèdent en commun avec la levure la propriété de faire fermenter le sucre en anaérobiose.

C'est la fonction chimique qui détermine si une molécule sera ou non un aliment pour la cellule d'algues; tout se passe comme si la combustion, ou mieux « activation » d'une molé-

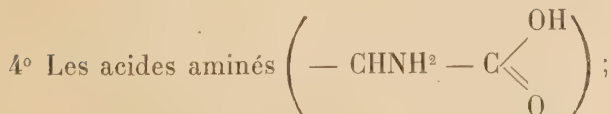
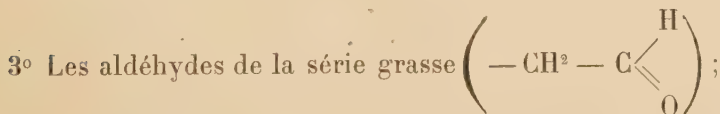
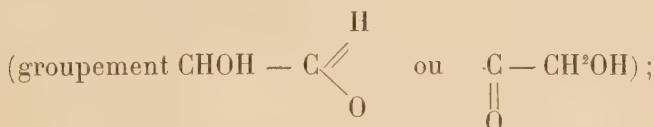
cule déterminée était liée à un groupement chimique déterminé, en l'espèce au groupement carboxyle $C = O$. Tout se passe comme si la condition nécessaire pour qu'une molécule soluble d'un corps de la série grasse modifie la respiration d'une cellule d'algues en tant qu'aliment, est que cette molécule possède quelque part un groupement carboxyle $C = O$.

La condition n'est pas suffisante; en effet, le voisinage d'un groupement oxyhydrile fixé sur un atome de carbone voisin, peut rendre, dans le cas des acides organiques, le groupement carboxyle, inactif. L'intensité de l'action varie avec le poids moléculaire, mais cette variation est du second ordre, par rapport à l'action de la fonction chimique.

L'énoncé que je viens de formuler traduit les résultats expérimentaux, et reste pour l'instant purement empirique. Il m'est impossible pour l'instant de démontrer que c'est bien par le groupement carboxyle que se fait dans tous les cas l'activation de la molécule dans le phénomène respiratoire.

L'expérience montre en effet que les corps capables d'augmenter l'intensité respiratoire sont :

1° Les hexoses fermentescibles



Les corps sans action sont :

- 1° Les alcools ;
- 2° Les polyalcools, glycérine, mannite ;
- 3° Les disaccharides : saccharose, maltose ;
- 4° Les acides alcools : acides lactique, tartrique, citrique malique.

a) *Sucres divers.*

Ainsi que je l'ai montré au chapitre précédent, l'intensité respiratoire de *Chlorella* prend une valeur bien définie dans une solution de sucre, alors que l'intensité respiratoire en solution minérale dépend de toute l'histoire antérieure de la cellule. Le résultat vaut pour toutes les molécules susceptibles d'être activées par les cellules d'algues.

Chaque substance jouant le rôle d'aliment sera donc caractérisée par une intensité respiratoire relativement bien définie, qui est en particulier, entre de larges limites, indépendante de la concentration de la substance. Je donne, pour chaque expérience, l'intensité respiratoire des algues témoins, en solution minérale, à titre de comparaison. Ni la différence entre ces deux intensités, ni leur rapport n'ont d'intérêt, et n'ont pas été calculées.

TABLEAU 7. — *Action des sucres divers sur la respiration de Chlorella.*

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Corps étudiés	Concen- tration p. 100	I ₀₂	I ₀₂ témoins
13 XI	3,30	13	Lévilose	1	4,5	0,7
			Galactose	1	3,2	»
			Mannose	1	4,0	»
			Mannite	1	0,7	»
			Hexose phosphate de Sabelay	1	3,1	0,8
2 II	4	12	Hexose phosphate de Neuberg	1	2,0	0,7
			Lactose	1	0,7	»
3 II	5	10	Saccharose	1	0,7	»
			Glycérine	1	4,2	1,0
			Glycérophosphate de Na	1	1,3	1,3
20 XI	4	8				
8 I	5	25				

Les différentes catégories d'hexoses fermentescibles se comportent, comme il fallait s'y attendre, à peu près de même façon que le glucose. Le glucose est un corps pratiquement électriquement neutre; il est possible d'en faire un acide fort en le combinant à l'acide phosphorique; les divers hexosephosphates sont des acides plus forts que l'acide phosphorique. (J. SURANYI, 1927). Les éthers hexosephosphoriques sont des combinaisons de la fonction acide faible, de l'acide phosphorique et d'une des fonctions alcool (on ne sait encore exactement laquelle) du glucose. Malgré ce changement complet dans la nature de la molécule (nous verrons plus loin que les colorants acides, à la différence des colorants basiques, ne colorent point la cellule en milieu neutre), les sucres acides ont encore une action importante, quoique plus faible que celle des sucres neutres.

Les sucres non réducteurs, que ce soient les disaccharides, comme le maltose, le saccharose, ou des polyalcools comme la mannite, la glycérine, sont sans action.

La seule étude approfondie des différentes catégories de sucres résumée dans le tableau 7, montre donc nettement, la nécessité du groupement fonctionnel $C=O$ pour que la molécule soit activée dans la cellule d'algue.

TABLEAU 8. — *Action des acides gras sur la respiration de Chlorella.*

Dates	Poids mgr.	Durée h.	Corps étudiés	I_{O_2}	$\frac{CO_2}{O_2}$	I_{O_2} témoins
7 I	36	4	Acétate de Na 1 p. 100	3,1		1,8
			Butyrate de Na 1 p. 100	3,7		
31 I	46	5	Butyrate de Na 1 p. 100	3,4	0,81	1,1
2 II	43	5	Valérianate de Na 1 p. 100	3,0	0,86	1,4

b) *Acides divers.*

Acides gras. — Les acides gras solubles ont une action analogue aux sucres. Le tableau 8 donne l'action de l'acétate, du butyrate, et du valérianate de soude. Par acides gras, j'entends

naturellement l'anion de l'acide gras ; toutes les expériences ont été faites en principe en milieu neutre, à un pH voisin de 7,2. Quelques expériences faites en milieu légèrement acide, à pH 5, n'ont montré aucune modification essentielle du métabolisme à ce point de vue. O. WARBURG (1920) a montré que ces mêmes chlorelles étaient capables de réduire l'acide nitrique NO^3H à l'état de nitrate d'ammoniaque, en milieu acide (pH 3).

Le quotient respiratoire en présence d'acides gras est à peu près celui qui correspond à la combustion d'acides gras. Il est un peu supérieur, vraisemblablement parce que l'algue consomme encore pour une légère part, une fraction de ses réserves intra-cellulaires d'hydrates de carbone. La différence est d'autant plus marquée que l'acide gras est oxydé avec moins de rapidité.

TABLEAU 9. — *Action des acides aminés sur la respiration de Chlorella.*

Dates (Série L)	Durée h.	Poids mgr.	Corps étudiés	I _O ² en présence du corps		I _O ² témoins	
				I	II	I	II
8 I.	5	25	Glycocolle 1 p. 100	3,8	3,9	2,8	0,4
5 I.	5	21	Alanine 1 p. 100	4,0	4,0	1,3	0,4
6 I.	5	17	Leucine 1 p. 100	3,2	3,1	2,5	0,4
8 I.	5	25	Asparagine 1 p. 100	3,5		2,8	0,4
20 III	2	22	Cystine sol. sat.	0,8		0,7	

En ce qui concerne la valeur absolue de l'intensité respiratoire, on remarquera que l'acide butyrique donne une valeur plus grande que tous les autres acides. Au paragraphe suivant, je montrerai comment cette anomalie n'est qu'apparente.

Acides aminés. — Les acides aminés solubles ont une action tout à fait comparable à celle des acides gras (Tab. 9). Deux séries d'expériences ont été faites avec ces acides aminés : l'une avec des algues suralimentées, l'autre avec des algues sous-alimentées ; les I_O² obtenus en solution organique sont égaux aux erreurs d'expérience près, malgré que les I_O² en solution miné-

rale des divers lots d'algues aient varié de 0,1 à 2,8 soit de 1 à 28. EMERSON, travaillant avec des algues encore plus suralimentées donne le glycocolle comme type des substances presque sans action, alors que dans nos expériences, le glycocolle se révèle comme un aliment typique.

J'ai de plus étudié l'action de la cystine ; ce corps, très peu soluble il est vrai, s'est montré avoir une action pratiquement nulle. Sans tirer aucune conclusion de ce fait négatif à propos du rôle possible des corps analogues dans la respiration (HOPKINS), je me borne à faire remarquer combien il est facile en réalité de distinguer les corps se comportant comme aliments de ceux qui sont indifférents.

Acides alcools. — Les acides alcools sont des acides plus forts que les acides gras, mais moins forts que les éthers hexosephosphoriques ; leur action est pourtant très faible (Tab. 10). Je

TABLEAU 10. — *Action des acides alcools et acides cétoniques sur la respiration de Chlorella.*

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Corps étudiés	I ₀ ²	I ₀ ² témoins
28 X	4	14	Lactate de Na M/40	4,2	1,15
			» M/50	1,05	
			» M/200	1,1	
1 XI	3	10	Pyruvate de Na M/40	3,0	1,9
7 I	4	36	Citrate de Na 1 p. 100	1,86	1,86
			Malate de Na 1 p. 100	1,95	
8 I	5	25	Tartrate de Na 1 p. 100	2,6	2,8
2 II	3	17	Lactate de Na M/20	1,2	1,2
			Pyruvate de Na M/20	2,2	

me borne à constater le fait, sans chercher à l'expliquer. Je me borne à indiquer que l'acide pyruvique, qui est un acide cétonique, possède une action du même ordre que celle des acides gras. J'ai étudié l'acide lactique à diverses concentrations, en milieu neutre ou en milieu acide, pour arriver toujours au même résultat.

Aldéhydes. — Les aldéhydes (tableau 11) ont une action plus faible que les sucres, mais cependant tout aussi bien caractérisée. En raison des affinités chimiques considérables que mani-

festent ces corps, en raison de leur caractère volatil, j'ai employé à dessein une concentration plus faible. Les vapeurs étant très lentes à se mettre en équilibre avec l'atmosphère ambiante, les chiffres ne sont pas aussi réguliers qu'avec les corps non volatils précédemment étudiés. Un récipient témoin, contenant la même solution de Ringer et d'aldéhyde, agité sans cellules, montre parfois une très légère augmentation de pression par rapport au thermobaromètre.

TABLEAU 11. — *Action des aldéhydes sur la respiration de Chlorella.*

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Substance ajoutée (M/40)	I _O ²	I _O ² témoins	CO ² O ²
3 XII	5	6	Aldéhyde acétique	3,2	0,8	
			» propylique	2,1		
			» valérianique	1,7		
26 XI	5	8	Aldéhyde formique	0	1,0	
			» acétique	3,3		
			» propylique	2,6		
			» valérianique	2,1		
7 XII	6	7	Aldéhyde acétique	3,0	1,0	1,26
			» propylique	2,0		
8 XII	5	17	Aldéhyde propylique	2,1	1,0	1,13
			» valérianique	1,4		1,06

Compte tenu de ce fait, le quotient respiratoire présente cette particularité inattendue d'être supérieur à l'unité ; ce fait est susceptible de s'expliquer, si l'on admet que, parallèlement à l'oxydation de la molécule d'aldéhyde, se produit une synthèse d'acides gras. Miss SMEDLEY (1911) a déjà supposé que les acides gras se forment normalement dans l'organisme par condensations de molécules d'aldéhydes en général, d'aldéhyde éthylique en particulier.

L'aldéhyde formique se place naturellement à part de toutes les autres aldéhydes par son action violemment antiseptique.

Toutefois, le dosage des substances solubles dans l'éther de pétrole (qui représentent 5 à 10 0/0 du poids sec des cellules) ne m'a fourni aucun argument en faveur de cette hypothèse.

Alcools. — Les alcools sont également sans action, en solution très étendue ou en solution concentrée (tableau 12). Il n'est

pas sans intérêt de remarquer qu'une cellule d'algue a presque la même respiration dans une solution d'alcool à 10 0/0, contenant par conséquent autant d'alcool qu'un vin de table français

TABLEAU 12. — *Action des alcools sur la respiration de Chlorella.*

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Corps étudiés	Concen- tration molécule/ litre	I _O *	I' _O ² lots témoins
25 X	3	8	Alcool méthylique	0,02	1,44	1,5
			» éthylique	0,10	1,6	
			» »	0,02	1,55	
26 X	2	9	» propylique	0,02	1,5	1,5
			Alcool méthylique	0,02	1,25	
			» éthylique	0,10	1,45	
27 X	2	18	» »	0,02	1,50	1,6
			» propylique	0,02	1,50	
			Alcool éthylique	3,00	1,7	
			» »	1,00	1,75	
			» »	0,33	1,65	
			» »	0,13	1,30	

et dans une solution minérale, alors que dans une solution à 0,2 0/0 de sucre, ou plus étendue encore, solution qui est déjà trop étendue pour nous paraître sucrée au goût, sa respiration est chargée dans des proportions considérables. La cellule d'algue est un réactif plus sensible que notre palais, mais beaucoup plus étroitement spécialisé.

§ 2. — Théorie sur l'action des mélanges de deux corps.

Admettons un instant, à titre d'hypothèse de travail, qu'une molécule organique soit obligée, pour être « activée » dans le phénomène respiratoire, d'être fixée par une surface, ou si l'on veut d'être adsorbée sur une surface; on peut imaginer que les molécules sont plantées sur la surface par une fonction chimique déterminée, à la manière dont les acides gras, dans les expériences de DEVAUX ou de TRILLAT, se plantent sur une surface d'eau ou de verre, le groupement carboxyle plongeant

dans l'eau, ou accroché aux alcalis du verre. S'il en est ainsi, l'intensité du phénomène respiratoire sera indépendante de la concentration des molécules dans le milieu ambiant, ce que toutes les expériences vérifient, d'autre part, le nombre des molécules brûlées par unité de temps doit être une fonction décroissante du poids moléculaire, le nombre des molécules trouvant place sur une surface donnée étant d'autant plus grand que les molécules sont plus petites. Le tableau 13 montre que le nombre de molécules consommées par unité de temps, cal-

TABLEAU 13. — *Intensités respiratoires, exprimées en nombre de molécules grammes oxydées par heure et par milligramme de cellules sèches, en supposant tout l'oxygène employé à oxyder le corps considéré, et la combustion complète. — Energie dégagée correspondante.*

Corps étudiés	10 ²	Molécules grammes	Energie libérée petites calories
Glucose	5,4	40 10 ⁻⁹	27 10 ⁻³
Lévilose	4,8	36	24,2
Aldéhyde éthylique	3,25	58	15 10 ⁻³
» propylique	2,4	27	
» valérianique	1,7	11	
Acide acétique	3,1	69	14,5
» butyrique	3,7	33	17,2
» valérianique	3,0	21	14,1
Glycocolle	3,9	116	27,6
Alanine	4,0	60	23,3
Leucine	3,2	19	16,3

culé d'après la consommation en oxygène, est une fonction décroissante du poids moléculaire, et cela indépendamment de la fonction chimique. En particulier dans le cas des acides gras, où l'acide butyrique présentait un maximum d'intensité respiratoire, la décroissance se vérifie encore. Les sucres n'ont plus du tout une situation privilégiée, et se placent derrière l'aldéhyde éthylique les acides gras, ou le glycocolle.

J'ai calculé aussi la quantité d'énergie libérée par l'oxydation de la quantité du corps correspondant à l'intensité respiratoire donnée par l'expérience. Cette énergie libérée par unité de

temps (calories par heures) n'est ni une constante ni une fonction régulièrement décroissante du poids moléculaire.

Le maximum d'énergie est libéré par le glycocolle, qui se trouve ainsi pouvoir fournir à la cellule plus d'énergie que le glucose lui-même. L'apport d'énergie, d'un corps à un autre, varie donc beaucoup pour la même cellule, et point du tout dans le sens de l'intensité respiratoire.

Si toutes les molécules étudiées agissent par une même fonction chimique, et sur une même surface, il est possible d'en déduire la conséquence suivante : dans le cas d'un mélange de deux corps, l'action de l'un et l'autre corps ne doivent nullement s'ajouter, mais l'intensité respiratoire doit présenter une valeur intermédiaire entre celles dues à l'un et à l'autre des corps isolés.

Soit m_1 la concentration des molécules du corps 1 ; à ce corps isolé correspond l'intensité respiratoire I_1 .

Soit m_2 la concentration des molécules du corps 2, auquel correspond I_2 .

f le rapport des affinités de m_1 et de m_2 .

La règle des mélanges donnerait pour l'intensité respiratoire I_m résultant du mélange :

$$I_m = I_1 \frac{m_1}{m_1 + fm_2} + I_2 \frac{fm_2}{fm_2 + m_1}.$$

En d'autres termes, nous faisons l'hypothèse que, s'il y a m_1 molécules du corps 1 qui se fixent sur la surface respiratoire en un temps donné, fm_2 molécules du corps 2 s'y fixent pendant le même temps, fm_2 molécules de 2 font équilibre à m_1 molécules de 1, ou $\frac{m_1}{f}$, molécules de 1 à m_2 molécules de 2. Les formules sont établies de manière à représenter le phénomène sans discontinuité pour toutes les valeurs possibles de m_1 et de m_2 . Il est clair que :

$$I_m = I_1 \text{ pour } m_2 = 0, \text{ etc...}$$

Etant donné deux corps 1 et 2 dont nous connaissons les intensités respiratoires propres I_1 et I_2 , une seule expérience sur un mélange donnera f , et permettra de calculer les intensités respiratoires pour toutes les valeurs possibles des concentrations

m_1 et m_2 . Ou, inversement, la formule proposée sera vérifiée par la constance de f pour toutes les valeurs possibles de I_m .

TABLEAU 14. — *Intensités respiratoires dans les mélanges de sucre et d'aldéhyde.*

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Concentrations en aldéhyde acétique	Concentrations en glucose	I_{O_2}	I_{O_2} lot témoin	I_{O_2} pour $f=4$
24 XI	5	14	0 M/100 M/25 M/20	M/20 M/25 M/100 0	4,9 3,9 2,9 2,6	0,75	3,75 2,85

L'expérience a été faite pour les mélanges de glucose et d'aldéhyde éthylique. Le tableau 14 montre que l'on peut calculer correctement les I_m pour une valeur constante de f . La fig. 6 donne la représentation graphique des résultats.

La valeur de f se tire sans peine de la formule (1)

$$(2) \quad f = \frac{I_m - I_1}{I_2 - I_m} \frac{m_1}{m_2}.$$

L'expérience montre de plus que l'affinité de l'aldéhyde éthylique est quatre fois plus grande que l'affinité du glucose pour la surface respiratoire hypothétique. Ce résultat paraîtra absolument naturel si l'on admet que c'est la fonction aldéhyde du glucose qui entre en concurrence avec la molécule d'aldéhyde.

Ainsi donc, la cellule d'algues n'a point d'affinité spéciale pour les hexoses; le glucide réducteur n'est privilégié que par la grosseur et la fragilité de sa molécule.

D'autre part, le fait d'un déplacement réciproque des molécules dans le phénomène respiratoire est une chose déjà connue. O. WARBURG a montré que l'oxygène est fixé, et activé quelque part dans la cellule; cette activation est d'ailleurs indépendante de l'activation des molécules qui s'oxydent; or l'oxygène peut être déplacé en proportions définies par l'oxyde de carbone CO; je reviendrai au paragraphe 5 de ce chapitre sur ce fait fort important.

J'ai pris l'aldéhyde éthylique comme exemple particulière-

ment typique. Il est évident que toute autre aldéhyde ou cétone devra se comporter comme elle en mélange avec le glucose.

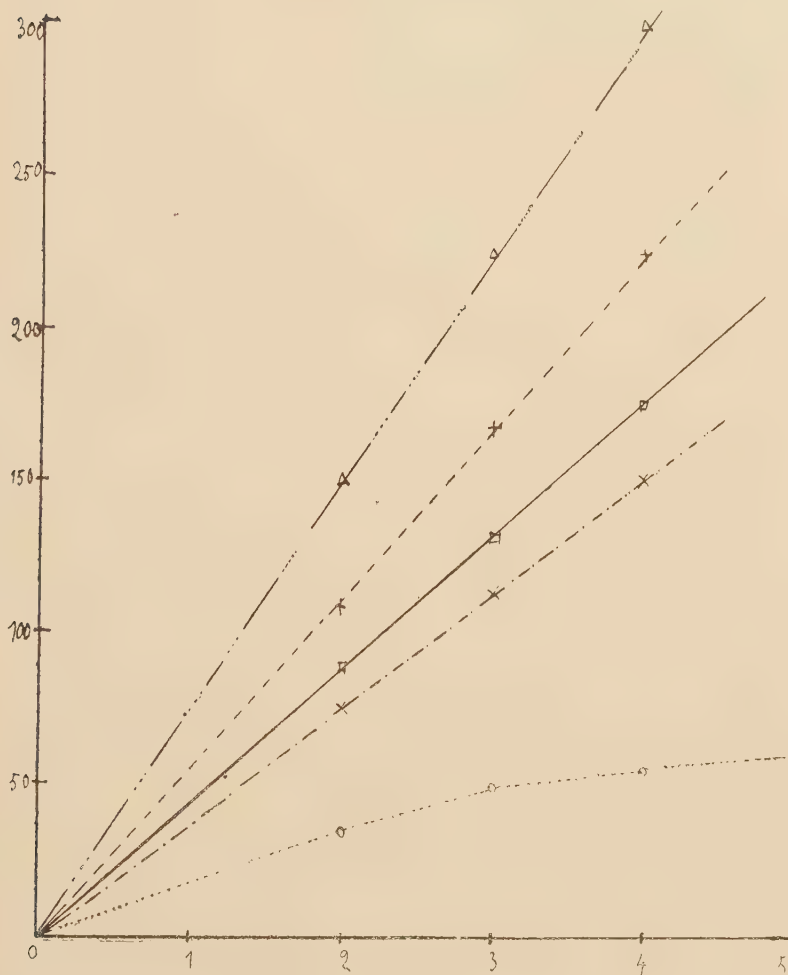


Fig. 6.

Abscisse : Temps en heures.

Ordonnées : Millimètres cubes d'oxygène consommé.

- | | |
|---------|--|
| Δ ——— Δ | Respiration dans une solution de glucose M/20. |
| + ——— + | id. glucose M/25. Acétaldéhyde M/100. |
| □ ——— □ | id. glucose M/100. Acétaldéhyde M/25. |
| × ——— × | id. Acétaldéhyde M/20. |
| ○ ——— ○ | id. minérale. |

La figure 7 montre que l'aldéhyde glycérique, la dioxycétone, se comportent comme l'aldéhyde éthylique, sauf que leur action est un peu plus faible. L'adjonction de groupes oxhydri-les, ou d'un groupe cétonique, à une première fonction aldéhyde, ou acide gras, a régulièrement pour effet d'en diminuer l'action.



Fig. 7.

Abscisse : Temps en heures.

Ordonnées : Millimètres cubes d'oxygène consommé.

Δ ——— Δ	Respiration dans une solution de glucose M/20.
+ ——— +	id. glucose M/40. Aldéhyde glycérique M/20.
□ ——— □	id. glucose M/40. Dioxycétone M/20.
× ——— ×	id. dioxycétone M/40.
O O	id. minérale.

Les expériences décrites dans ce paragraphe ont pour but de montrer qu'il est possible d'envisager aujourd'hui l'oxydation

des substances organiques dans la respiration comme un phénomène chimique ; les affinités mises en jeu semblent être les mêmes que celles que nous montrent les molécules étudiées *in vitro*.

Des expériences sont encore nécessaires pour savoir s'il est possible effectivement de considérer l'oxydation des molécules comme un phénomène se passant dans une couche monomoléculaire.

§ 3. — Augmentation catalytique de la respiration par les colorants vitaux.

Les colorants vitaux nous fournissent un moyen facile de modifier la structure cellulaire ; ces colorants s'accumulent dans le vacuome, qu'ils mettent ainsi en évidence (DANGEARD). D'autre part, on savait, depuis les travaux de PALLADINE (1911), que le bleu de méthylène augmente l'intensité respiratoire chez les cellules végétales. Les ferments lactiques, mais non la levure de bière ou le *Staphylocoque* (O. MEYERHOF), se comportent comme les cellules végétales.

P. et P.-A. DANGEARD (1924) ont étudié le vacuome des algues inférieures. Ces algues fournissent un précieux matériel d'étude pour le phénomène qui nous occupe, par la facilité avec laquelle elles se colorent et la beauté des colorations vitales ainsi obtenues.

Il est aisé de mettre en évidence que l'augmentation de l'intensité respiratoire due aux colorants vitaux est de toute autre nature que l'action des molécules étudiées jusqu'ici, et qui jouaient le rôle d'aliments, quoique l'ordre de grandeur en soit le même. Deux faits le démontrent :

1^o Lorsque, après avoir étudié la respiration d'un lot de cellules dans la solution minérale additionnée de colorant, on lave les cellules du colorant par des centrifugations répétées, l'observation physiologique montre qu'elles ont conservé l'intensité respiratoire qu'elles avaient dans la solution de colorant. L'action du colorant est donc liée à la coloration, et non à la présence du colorant en solution.

La même expérience, répétée avec du glucose, montre que le

glucose éliminé de la solution, l'intensité respiratoire tombe à un niveau très bas.

2° Lorsque l'on place les algues dans une solution de glucose et de colorant, l'action du glucose et celle du colorant s'ajoutent, contrairement à ce que nous avons vu pour l'aldéhyde. Il n'y a pas multiplication, mais bien addition quantitative des deux effets. La preuve en est que si l'on centrifuge, et si l'on remplace les algues en solution minérale, les cellules qui se sont colorées, manifestent l'intensité respiratoire caractéristique des algues colorées, tandis que l'action du sucre ne se manifeste plus.

Le tableau 15 donne les résultats obtenus avec le bleu de méthylène et la thionine qui sont, comme chacun sait, des colorants très voisins par leur constitution chimique. Les chiffres obtenus ne sont pas d'une régularité parfaite, mais traduisent le phénomène d'une manière indubitable. Il ne faut pas oublier que la centrifugation, en comprimant les algues, en les plaçant quelques minutes en anaérobiose a, à elle seule, pour effet d'augmenter légèrement l'intensité respiratoire. Malgré ce phénomène parasite, du second ordre par rapport au phénomène observé, les effets prévus se produisent avec le sens et l'ordre de grandeur annoncés.

TABLEAU 15. — *La coloration vitale augmente considérablement l'intensité respiratoire de Chlorella.*

Dates, etc.	Milieus étudiés	I _O ² en présence des corps indiqués	I _O ² les mêmes cellules lavées
17 I	Solution minérale	0,6	0,9
1 h.	Coloration par la thionine M10- ³	5,2	5,9
et 1 h.	» le bleu de méthylène M10- ³	3,3	3,7
15 mgr.	Solution de glucose à 0,5 p. 100	5,3	1,0
	Solution sucrée et thionine	9,4	5,4
	» et bleu de méthylène	9,3	5,6

Si l'augmentation catalytique de l'intensité respiratoire par les colorants est un phénomène qui se superpose à l'augmenta-

tion de l'intensité respiratoire par les molécules qui servent d'aliments, le phénomène doit se retrouver avec tous les autres corps qui, au paragraphe premier de ce chapitre, nous ont paru modifier l'intensité respiratoire des cellules d'algues. Le tableau 16 montre qu'il en est bien ainsi, et permet de comparer l'action du glucose, de la leucine, de l'aldéhyde acétique, et de l'acide butyrique — avec et sans colorant —. S'il y a qualitativement addition des deux actions, quantitativement, il est impossible de considérer l'intensité respiratoire en présence de colorant, comme la différence entre l'intensité respiratoire en présence de la molécule organique et l'intensité respiratoire en milieu minéral. Ici le phénomène est beaucoup trop complexe pour pouvoir être schématisé.

TABLEAU 16. — *Action des colorants vitaux et des corps oxydables, chez Chlorella.*

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Milieus étudiés	I_{O_2}	I_{O_2} +colorant M/10 ⁻³
13 XII	3	12	Solution minérale	1,0	2,9
			» de glucose 0,5 p. 100	5,8	8,3
6 I	3	17	Solution minérale	2,5	3,9
			» saturée de leucine	3,2	5,3
28 III	4	28	Solution minérale	1,2	4,4
			» d'aldéhyde acétique à 1 p. 100	3,1	5,1
			» de butyrate de Na à 1 p. 100	4,2	4,8

Jusqu'ici le bleu de méthylène a été seul employé dans les expériences de physiologie cellulaire. Je me suis posé la question de savoir si les autres colorants vitaux, et notamment ceux dont le potentiel d'oxydoréduction est très bas, ceux qui sont difficiles à réduire, comme le rouge neutre et la safranine, augmentent de même façon l'intensité respiratoire. L'expérience (tableau 17) montre qu'ils ont encore une action. Cette action est notablement plus faible que celle du bleu de méthylène; de plus, elle disparaît presque complètement en présence de sucre. Les colorants facilement réductibles, ceux en particulier qui sont réduits par les hexoses en milieu phosphaté (bleu de

méthylène, thionine (AUBEL, GENEVOIS et WURMSER, 1927) ont une action beaucoup plus profonde que les autres. Un colorant acide, le carmin d'indigo, qui ne colore point les cellules, est rigoureusement sans action. Je l'ai inscrit également sur le tableau afin de mieux mettre en relief les trois catégories de colorants.

TABLEAU 17. — *Action de divers colorants à diverses concentrations sur la respiration de Chlorella.*

Concentration du colorant		I. 5 M10 ⁻⁴		II. 25 M10 ⁻⁴	
Dates	Colorants étudiés	I _O ² sans sucre	I _O ² glucose 0,5 p. 100	I _O ² sans sucre	I _O ² glucose 0,5 p. 100
I. 11 XII	Solution minérale	4,0	5,1	4,4	6,0
	Bleu de méthylène	3,7	6,9	3,8	8,0
	Rouge neutre	4,8	6,5	4,95	7,2
II. 11 XII	Safranine G	2,3	4,5	2,0	5,8
	Carmin d'indigo	1,2	5,0	1,7	6,2

Enfin, l'action des divers colorants est indépendante de la concentration ; aucun d'eux n'est toxique. Il était important de vérifier ce point.

Le tableau 18, qui porte les données relatives à quelques

TABLEAU 18. — *Actions de colorants divers sur la respiration de Chlorella.*

Date, etc.	Colorants étudiés	I _O ²	I _O ² témoins
9 VI 27 4 h. 20 13 mgr.	Thionine M10 ⁻³	5,0	1,2
	Bleu crésyle M10 ⁻³	5,7	
	Bleu Capri M10 ⁻³	5,0	
	Violet neutre	3,6	
	Vert Janus (1)	2,1	
	Phénosafranine	2,5	

(1) Une partie seulement des cellules étaient colorées.

oxazines facilement réductibles, bleu crésyle, bleu Capri et à des diazines difficilement réductibles (violet neutre, vert Janus, phénosafranine) montre que la distinction faite entre les deux catégories de colorants vitaux n'est pas arbitraire, et ne se rapporte pas à la présence de soufre dans la molécule par exemple (Le bleu Capri possède à peu près la formule du bleu de méthylène où le soufre aurait été remplacé par de l'oxygène).

De même, l'absence d'action qui caractérise le carmin d'indigo se rapporte bien à son caractère de colorant acide, et non à un potentiel d'oxydoréduction relativement bas. En effet, le naphтол dibromoindophénol, dont le potentiel d'oxydoréduction est beaucoup plus élevé, a tout aussi peu d'action que le carmin d'indigo, et cela qu'il y ait ou non du sucre dans la solution. Le tableau (19) en fait foi.

TABLEAU 19. — *Absence d'action des colorants acides.*

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Nature de la solution étudiée	I _O ² sans glucose	I _O ² glucose 5 p. 100
11 XII	2	11	Solution minérale » de tétrasulfonate d'indigo	1,0 1,2	5,1 5,0
18 III	1	25	Solution minérale » de naphтол sulfonatedibromoindophénol	1,3 1,9	6,0 6,0

Le caractère de bases organiques des colorants vitaux ne suffit pas pour expliquer leur action ; les alcaloïdes, au moins

TABLEAU 20. — *Action des alcaloïdes
sur la respiration de Chlorella.*

Date, etc.	Nature de la solution	I _O ²	I _O ² avec glucose 0,5 p 100	I _O ² avec thionine M10-3
1 IV	Solution minérale	1,0	4,3	4,9
22 mgr.	» + Caféine 0,5 p. 100	1,0	2,2	4,9
1 h.	» + Strychnine 0,5 p. 100	1,1	2,7	4,5

la strychnine et la caféine, qui appartiennent à deux types bien différents, ont une action toute autre; ils ne modifient pas la respiration des cellules en solution minérale ou de thionine, mais diminuent la respiration en solution sucrée. Ils se fixeraient donc plutôt à la place des molécules oxydables. Je n'ai point cherché toutefois à élucider le mécanisme de leur action, et me suis borné aux mesures relatées au tableau 20.

§ 4. — Généralisation à des espèces autres que *Chlorella*.

Les expériences décrites jusqu'ici ont été faites toutes avec *Chlorella pyrenoides*. Les autres algues Protococcales se comportent sensiblement de même façon, aussi bien vis-à-vis des diverses substances oxydables que vis-à-vis des colorants vitaux; voici par exemple sur le tableau 21 l'action des corps en C³ sur la respiration de *Scenedesmus Basiliensis*: l'alanine, l'aldéhyde et l'acide propionique ont seuls une action réellement efficace.

TABLEAU 21. — Action des corps en C³
sur la respiration de *Scenedesmus Basiliensis*.

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Corps étudiés	I _{O₂}	I _{O₂} témoins
28 II	5	9	Glycérine M/10	1,3	4,5
			Acétone M/10	1,4	
			Alcool propylique M/10	1,7	
			Pyruvate de Na M/10	3,7	
			Lactate de Na M/10	1,7	
25 II	3	44	Propionate de Na 1 p. 100	3,3	4,5
			Aldéhyde propylique M/10	2,0	
			Alanine 1 p. 100	3,9	

Si l'on passe à une autre Protococcacée, *Cœlastrum Proboscideum*, on arrive au même résultat, avec cette différence que les valeurs absolues sont un peu plus élevées.

Plus intéressant est le comportement de *Stichococcus Bacillaris* parce que cette espèce, appartenant au groupe des Ulotrichales, est déjà assez éloignée par sa position systématique de

Chlorella. Malgré ces différences morphologiques, la physiologie reste la même dans ses traits essentiels, l'influence des colorants vitaux reste la même en particulier (t. 22).

TABLEAU 22. — *Etude de la respiration de Stichococcus bacillaris.*

Date, etc.	Corps étudiés	I_{O_2}	I_{O_2} + thionine M/1000
21 I	Solution minérale	1,4	4,3
3 h.	» de glucose 1 p. 100	6,2	8,7
et 4 h.	» d'aldéhyde acétique M10-3	1,8	4,7
15 mgr.	» de butyrate de Na 1 p. 100	2,7	5,2

Nous avons trouvé, au chapitre précédent, deux algues dont la respiration n'est pas sensible au sucre, *Pseudendoclonium* et *Hæmatococcus*. On pourrait supposer que ces algues ne laissent point pénétrer à leur intérieur les molécules organiques, ou bien que tout se passe comme si l'affinité qu'elles ont pour le groupement carboxyle avait beaucoup diminué.

Pour *Pseudendoclonium*, cette dernière hypothèse semble la plus vraisemblable ; en effet, si l'action du sucre est devenue apparemment nulle, celle des aldéhydes, de l'alanine est encore notable et est capable de doubler l'intensité respiratoire. Il est remarquable de constater que, d'après les considérations exposées au paragraphe 2 de ce chapitre, tout se passe comme si l'affinité de la cellule pour les divers aliments reposait sur un même phénomène chimique, et que tout se passe comme si la cellule possédait une affinité beaucoup plus grande, quatre fois plus grande, pour l'aldéhyde éthylique que pour le glucose, l'affinité pour l'alanine semblait de même ordre que pour l'aldéhyde éthylique. Si donc, dans cette hypothèse, l'affinité générale de la cellule pour les molécules organiques baisse, on doit s'attendre à voir disparaître l'action du glucose avant celle de l'aldéhyde éthylique et celle de l'alanine. Le cas de *Pseudendoclonium* confirme ces inductions (T. 23).

TABLEAU 23. — *Etude de la respiration de Pseudendoclonium Basiliense.*

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Milieux étudiés	I _O ²	I _O ² témoins
10 II	5	10	Solution de glucose à 1 p. 100	0,95	0,84
			» d'aldéhyde acétique 5M10 ⁻³	1,4	
11 II	5	9	» de thionine M10 ⁻³	2,0	1,1
			Solution de glucose à 1 p. 100	1,1	
			» butyrate de Na à 1 p. 100	1,1	
			» d'alanine à 1 p. 100	2,1	
			» d'aldéhyde propylique à 1 p. 100	2,1	
			» d'alcool éthylique M/10	1,1	

Plus compliqué semble être le cas d'*Hæmatococcus pluvialis*. Rappelons d'abord que je n'ai étudié cette espèce qu'à l'état de cellules adultes, dont l'aspect microscopique est rouge orange, et qui au microscope apparaissent gonflées de globules rouges qui contiennent un pigment du groupe des carotinoïdes. Dans

TABLEAU 24. — *Etude de la respiration d'Hæmatococcus pluvialis.*

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Corps étudiés	I _O ²	I _O ² témoins	I _O ² thionine
14 I	5	11	Solution de glucose à 1 p. 100	1,8	1,8	
			» d'aldéhyde acétique à M/10	0,0		
			» de butyrate de Na à 1 p. 100	0,0		
18 I	5 et 1	11	Solution de glucose à 1 p. 100	1,7	2,0	4,0
			» d'aldéhyde acétique à M/2000	1,5		
			» d'alanine à 1 p. 100	1,3		

ces conditions ces cellules ne sont nullement comparables à toutes les autres cellules étudiées ; il ne faut point s'étonner si les diverses substances oxydables ont une action, non pas positive, mais à des concentrations comprises entre M/20 et M/300 négative ; le glucose, le butyrate de soude par exemple, dimi-

nuent la respiration. En solution très étendue M/1000 cette action tend naturellement à s'annuler. Les aldéhydes semblent avoir une action toxique très nette, et arrêtent complètement la respiration en solution M/40.

En dépit de ces différences, il est possible d'augmenter l'intensité respiratoire d'*Hæmatococcus*, et cela d'une façon catalytique au moyen des colorants vitaux tels que la thionine. Ainsi, la cellule n'est pas imperméable aux molécules organiques, et elle réagit à ce point de vue comme toutes les autres cellules, comme *Chlorella*, *Stichococcus* et *Pseudendoclonium*. Toutefois on peut remarquer que l'augmentation d'intensité respiratoire est plus faible dans ces derniers cas que dans le cas de *Chlorella*.

Ici encore, nous retrouvons un des résultats précédemment établi à savoir que l'augmentation de l'intensité respiratoire par les colorants est de toute autre nature que les modifications de l'intensité respiratoire dues au glucose et aux molécules jouant le rôle d'aliment. Ainsi la physiologie comparée permet de confirmer en tous points les résultats obtenus par l'étude approfondie d'une même espèce, tout en établissant leur grande généralité.

Le tableau récapitulatif 25 permet de saisir d'un seul coup d'œil l'ensemble des résultats obtenus sur la physiologie comparée des algues.

TABLEAU 25. — *Physiologie comparée
des diverses espèces d'algues*

Espèces étudiées	I _O ²					
	Sol. de Ringer	Glucose 1 p. 100	Aldéhyde acétique M/10	Butyrate de Na 1 p. 100	Thionine M/1000	Thionine glucose +
<i>Chlorella pyrenoides</i>	1,0	5,0	3,2	3,7	5,2	8,9
<i>Scenedesmus Basiliensis</i>	1,4	6,0	2,4	7,5		
<i>Cælastrum Proboscideum</i>	1,7	12,7	2,8	6,7		
<i>Stichococcus bacillaris</i>	1,4	6,2		2,7	4,3	8,5
<i>Pseudendoclonium Basiliense</i>	1,0	1,0	1,6	1,0		
<i>Hæmatococcus pluvialis</i>	1,8	1,8	0,0	1,4	3,4	3,3

§ 5. — Les corps qui suspendent les oxydations.

Si l'affinité que manifeste la substance cellulaire dans le phénomène respiratoire est une pure affinité chimique, il doit se trouver des substances incapables d'être oxydées, mais capables de prendre la place des molécules aliments, de suspendre en d'autres termes la respiration. Le cyanure de potassium est une de ces substances; son action sur la respiration de *Chlorella* a déjà été étudiée par O. WARBURG et son élève EMERSON (1927). En solution minérale, le cyanure a une légère action excitatrice sur la respiration. Lorsque l'on ajoute à la solution cyanurée du glucose, du butyrate de soude, de l'aldéhyde éthylique (T. 26), la respiration ne varie point, tout se passe

TABLEAU 26. — *Action du KCN et des substances oxydables sur la respiration de Chlorella.*

Dates	Durée h.	Poids mgr.	Milieux étudiés	I_{O_2} sans addition	I_{O_2} thionine + 5 M10 ⁻⁴	I_{O_2} KCN M10 ⁻³	I_{O_2} KCN Thionine +
28 III	4	28	Solution minérale	1,2	4,4	4,5	
	1		» d'aldéhyde acétique	3,4	5,1	0,9	1,6
			» de butyrate de Na 1 p. 100	4,2	4,8	1,4	1,5
26 III	3	30	Solution de glucose 1 p. 100	5,0		1,33	

comme si ces corps étaient devenus brusquement indifférents à la cellule. Ils pénètrent pourtant encore dans la cellule, s'y accumulent même peut-être, car si on lave les cellules, et si on les étudie après le lavage, on trouve la respiration augmentée (T. 27). De même que nous avons trouvé, au paragraphe 3 que l'action des aliments est réversible, de même celle de l'acide cyanhydrique est réversible, après lavage, son action disparaît. Cette action est particulièrement nette dans le cas où l'on combine l'action de deux corps comme la thionine et l'acide cyanhydrique, l'acide cyanhydrique supprime l'action catalytique de la thionine, ce qui peut se comprendre si l'on admet que l'acide cyanhydrique déplace les réserves cellulaires

qui s'oxydent sous l'influence de la thionine. Je donnerai un peu plus bas un argument en faveur de cette interprétation.

TABLEAU 27. — *Réversibilité de l'action du KCN sur la respiration de Chlorella.*

Date, etc.	Milieux étudiés	I ₀ ² en présence des corps indiqués	I ₁ ² après lavage et centrifugation
8 II	Solution millinormale en KCN	4,7	2,5
6 mgr.	» en thionine	5,0	4,6
3 h.	» de glucose à 1 p. 100	4,1	2,0
et 3 h.	» de thionine + KCN	4,7	5,2
	» de glucose + KCN	4,7	3,0

En présence de cyanure de potassium, la cellule se colore par la thionine, mais son intensité respiratoire ne varie point. Si l'on élimine ensuite le colorant et le poison de la solution, les cellules restent colorées, et manifestent l'intensité respiratoire caractéristique de la thionine.

Dans toutes ces expériences, le cyanure de potassium était employé à la concentration de M/1000, alors que le glucose était employé à la concentration de M/200 environ. Le cyanure a donc pour la cellule une affinité beaucoup plus grande que le glucose, elle n'est pas infiniment plus grande, et il est parfaitement possible de déplacer le cyanure par action de masse

TABLEAU 28. — *Action de KCN sur la respiration de Scenedesmus Basiliensis.*

Date, etc.	Nature de la solution étudiée	I ₀ ² Solution minérale	Diminution p. 100	I ₀ ² Solution de glucose 1 p. 100	Diminution p. 100
		2,2		6,0	
4 IV	2 10 ⁻⁵ M. KCN	3,1		4,0	33
4 h.	20 10 ⁻⁵ M. KCN	0,9	59	2,6	57
9 mgr.	40 10 ⁻⁵ M. KCN	0,3	86	1,4	77
	100 10 ⁻⁵ M. KCN	0,0	100	0,6	90

du glucose, de même que l'on arrive à déplacer l'oxyde de carbone combiné à l'hémoglobine du sang par action d'une masse suffisamment grande d'oxygène.

Donnons d'abord l'expérience dans un cas plus intéressant que celui de *Chlorella*, celui de *Scenedesmus Basiliensis*.

Scenedesmus Basiliensis, à la différence de toutes les autres espèces étudiées, est sensible déjà en solution minérale à l'action du cyanure, de sorte qu'en solution demi-millinormale, soit M/2000, sa respiration est déjà tombée à une valeur non mesurable. Toutefois, si la solution contient du glucose en concentration M/25, la respiration est encore très mesurable, quoique 10 fois plus faible que dans une solution de glucose sans cyanure. C'est à une concentration de cyanure de l'ordre de M 25000 que l'intensité respiratoire est diminuée de moitié en présence de glucose M 25; l'affinité du cyanure pour la cellule est telle qu'il faut environ 1.000 molécules de glucose pour déplacer une molécule de KCN. Mais l'affinité du glucose pour la cellule nous a déjà paru relativement faible.

Chlorella donnerait lieu à des considérations du même ordre (T. 29).

TABLEAU 29. — Action de KCN sur la respiration de *Chlorella* en présence de glucose.

Date, etc.	Concentration de KCN (glucose 1 p. 100)	I _O ²
7 IV 2 h. 30 16 mgr.	M10 ⁻³	4,50
	$\frac{1}{4}$ M10 ⁻³	4,75
	$\frac{1}{16}$ M10 ⁻³	2,4
	$\frac{1}{64}$ M10 ⁻³	3,5
	O	5,0

L'oxygène qui intervient dans la respiration cellulaire n'est pas l'oxygène gazeux dissous O², mais un oxygène qui a été au préalable fixé, « activé » par des constituants cellulaires qu'il nous est loisible de considérer comme des ferments. Les expériences de O. WARBURG ont montré, dans le cas de la respira-

tion de la levure de bière, qu'il n'est pas possible de déplacer le cyanure en augmentant la concentration en oxygène, mais que par contre on peut déplacer l'oxygène par l'oxyde de carbone, exactement comme dans le cas de l'hémoglobine (O. WARBURG, 1926). Le tableau (30) emprunté à un mémoire de

TABLEAU 30. — *Respiration de la levure dans des mélanges de CO et de O² à 37°5 d'après O. WARBURG (1926).*

Volume de O ² dans le mélange	Volume de CO dans le mélange	CO O ²	Diminution p. 100 de la respiration
22	78	3,55	22
20	80	4,00	36
19,3	80,7	4,18	38
12,3	87,7	7,11	60
5,3	74,7	14,1	77

O. WARBURG, montre que la fraction de la respiration qui subsiste ne dépend que du rapport des concentrations des deux gaz. La différence qui sépare l'hémoglobine du ferment respiratoire, est que l'affinité de l'hémoglobine pour CO est en chiffre rond 100 fois plus grande que pour l'oxygène, tandis que celle du ferment respiratoire de la cellule de levure pour CO est à peu près 10 fois plus petite que celle pour O².

Ainsi, les diverses parties du phénomène respiratoire, activation de la molécule oxydable, activation de l'oxygène, mettent en jeu des équilibres chimiques. Il semble bien qu'il y ait deux manières de suspendre d'une manière réversible les oxydations; il faut, ou déplacer la molécule combustible par un corps ayant des affinités analogues, mais non susceptible de s'oxyder comme le cyanure de potassium, ou déplacer la molécule comburante, l'oxygène, ce qu'il est possible de réaliser par l'oxyde de carbone.

Dans l'un et l'autre cas, il y aurait formation de complexes au sens chimique du mot, entre une substance de la cellule, et les molécules introduites. De tous les métaux lourds existant dans les cellules, le fer est le plus abondant, et celui qui donne le plus facilement des complexes. Il joue dans l'hémoglobine

un rôle fondamental, et analogue au rôle que joue la substance hypothétique cellulaire donnant des complexes avec O^2 et CO ; O. WARBURG a tout naturellement fait l'hypothèse de travail que le fer, d'ailleurs engagé dans des combinaisons organiques, était un des éléments essentiels des complexes respiratoires. Le fer serait un des principaux catalyseurs cellulaires. Cette hypothèse s'est montrée extrêmement féconde; c'est le meilleur argument que l'on puisse invoquer en sa faveur.

CHAPITRE IV

LA FERMENTATION CHEZ LES ALGUES INFÉRIEURES

- § 1. Dégagement de CO_2 en anaérobiose.
- § 2. Nature de la fermentation chez les algues.
- § 3. Fermentation en présence d'air et de KCN.
- § 4. Des rapports entre la fermentation et la respiration.

§ 1. — Dégagement de CO_2 en anaérobiose.

PALLADINE (1904) et PETRASCHESKY (1904) ont signalé l'existence d'une fermentation chez les algues unicellulaires placées en solution sucrée en l'espèce chez *Chlorothecium saccharophilum*.

Chlorella pyrenoides, placée en anaérobiose dans une solution minérale, ne dégage pas de quantités mesurables de CO_2 , lorsque l'on opère avec des cellules sous-alimentées. Des cellules cultivées à une lumière intense dégagent de petites quantités de CO_2 dans ces conditions. Ici encore, l'état physiologique des cellules considérées est le facteur essentiel.

Placées dans des solutions sucrées, l'intensité de la fermentation $F_{\text{CO}_2}^{\text{st}}$ est au contraire très régulière, et se poursuit sans faiblir pendant plus de 24 heures. L'intensité du dégagement de CO_2 est intermédiaire entre l'intensité respiratoire en milieu minéral et l'intensité respiratoire en milieu sucré. La fermentation se présente ici encore comme étant du même ordre de grandeur que la respiration. La figure 8 donne les quantités de CO_2 produites en fonction du temps dans les trois cas considérés.

De même que la respiration en présence de sucre était une grandeur relativement constante, de même la fermentation en



Fig. 8.

Abscisse : Temps en heures.

Ordonnées : Millimètres cubes de gaz.

- Δ Δ Respiration dans une solution de glucose à 1 gr. 100.
 + + Fermentation dans une solution de glucose à 1 gr. 100.
 O O Respiration en solution minérale.

présence de sucre présente une valeur assez bien définie, qui oscille à peine de 10 p. 100 autour d'une valeur moyenne. Le tableau 31 montre que l'on a affaire à un phénomène très

régulier. Les premières expériences ont été faites avec des algues provenant de cultures stériles, sur gélose et cultivées ensuite dans des solutions de Knop stérilisées, parcourues par un courant d'air filtré sur du coton. Les expériences étaient de durée beaucoup trop courte pour qu'il put y avoir un développement bactérien, la plupart n'ont pas dépassé 5 heures.

TABLEAU 31. — *Intensité du dégagement du CO² en anaérobiose.*
Chlorella pyrenoides.

N ^o	Dates	Poids mgr.	Durée h.	Milieux étudiés	Concentration p. 100	F _{CO²} ^{N²}
1	22 X	9	5	Solution minérale		0
2	11 XI	18	6	id.		0
3	23 X	6	5	Glucose	0,5	1,3
4	2 XI	5,5	3	id.	0,5	1,6
5	4 XI	8	21	id.	0,5	1,4
6	8 XI	7	20	id.	0,5	1,4
7	11 XI	18	4	id.	0,5	1,3
8	16 XI	9	0-24	id.	1	1,5
9	18 XI		42-44	id.	1	1,1

Bien au contraire, l'intensité de la fermentation faiblit au bout de 24 heures, dans la proportion d'un quart environ. Le phénomène n'a rien que de naturel, étant donné que l'on en trouve l'équivalent chez la levure.

Le glucose n'est pas seul à fermenter ; tous les hexoses fermentescibles se comportent de même.

Le tableau 32 donne les intensités respiratoires en présence

TABLEAU 32. — *Respiration et fermentation*
dans des solutions des divers hexoses à 1 p. 100.

Corps étudiés	I _{O²}	F _{CO²} ^{O²}
Solution minérale	1,4	0
» glucose	5,35	1,27
» levulose	3,85	1,21
» manno-e	5,0	1,0
» galactose	4,4	0,71

des divers hexoses fermentescibles en solution à 1 p. 100, et les intensités de fermentation qui leur correspondent. Les hexoses fermentescibles se comportent à peu près de même façon, aussi bien vis-à-vis de la respiration que vis-à-vis de la fermentation.

Les diverses espèces d'algues se comportent sensiblement de même façon que *Chlorella*. L'ordre de grandeur de l'intensité de la fermentation reste toujours le même.

Chez toutes sans exception, quels que soient les caractères particuliers que présente la respiration, la fermentation existe, et existe d'une façon identique en principe.

Le tableau 33 groupe un certain nombre de résultats. Toutes les expériences ont été faites dans une solution de RINGER contenant 1 p. 100 de glucose, et 0,015 molécule par litre de bicarbonate de Na, à 20°2.

TABLEAU 33. — *Intensité de la fermentation chez les diverses espèces d'algues.*

Dates	Poids mgr.	Durée h.	Espèces étudiées	F ^{N°} ₁₀₀
14 III	10	4	<i>Chlorella pyrenoides</i>	1,6
21 III	15	3	<i>Celastrum Proboscideum</i>	2,4
12 III	11	2	id	3,4
24 II	8	3	<i>Scenedesmus acutus</i>	0,9
29 III	8	4	id.	2,6
14 II	11	5	<i>Hematococcus pluvialis</i> (cellules rouges)	1,2
5 IV	30	2	id. (cellules vertes)	0,8

Je me suis posé la question de savoir si certaines substances étaient capables d'accélérer ou d'entraver la fermentation. J'ai fait l'expérience sur *Celastrum proboscideum*, dont l'intensité de fermentation est particulièrement élevée. Ni l'aldéhyde éthylique à M 50 ni la thionine à M 1000, ni le cyanure de potassium à M 1000, ni l'alcool éthylique à M 50 n'ont, à moins de 3 p. 100 près, d'influence sur l'intensité de fermentation (Tableau 34).

D'autre part, j'ai vérifié que le dégagement de CO₂ n'existe qu'en présence de sucres; il n'est pas mesurable en présence d'autres corps, d'acides organiques en particulier; le phéno-

TABLEAU 34. — *Fermentation en présence de divers corps.*
Cœlastrum proboscideum.

Date, etc.	Milieux étudiés	F ^{N²} CO ²
17 II	Glucose 4 p. 100	2,40
35 mgr.	» + thionine M/1000	2,38
4 h.	» + KCN M/1000	2,48
	» + aldéhyde propylique M/50	2,49
	» + alcool éthylique M/50	2,47

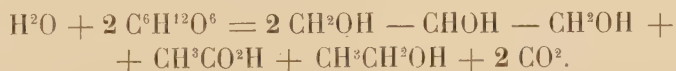
mène n'est donc pas une simple décarboxylation. Les travaux de NEUBERG ont montré que l'apparition du CO² dans la fermentation était une réaction secondaire de décarboxylation de l'acide pyruvique, facile à séparer de la fermentation proprement dite. La formation d'amines aux dépens d'acides aminés par la levure en fermentation, s'accompagne d'une production de CO², alors qu'il n'y a pas de fermentation alcoolique.

§ 2. — Nature de la fermentation chez les algues.

La fermentation alcoolique typique est un cas limite qui n'est jamais parfaitement réalisé. A côté de la fermentation normale, ou fermentation du premier mode, selon l'équation de GAY-LUSSAC :



se produit en milieu alcalin la fermentation du troisième mode (NEUBERG) :



Comme l'a montré PASTEUR, il apparaît toujours des quantités notables de glycérine au cours de la fermentation alcoolique, environ 3 p. 100 de la quantité de sucre. PASTEUR avait déjà remarqué que cette quantité de glycérine était un peu plus grande en milieu neutre qu'en milieu acide.

D'autre part, tous les travaux récents (MEYERHOF, 1918, 1926 ; H. Von EULER, 1927) ont mis en évidence les analogies très

grandes entre la fermentation lactique et la fermentation alcoolique ; dans les deux cas il semble y avoir phosphorylation préalable de la molécule de sucre ; le coferment de la zymase et celui du ferment lactique sont identiques ; dans les deux cas il semble y avoir scission de la molécule de sucre en un corps en C^3 , peut-être le méthylglyoxal (NEUBERG).

Les distinctions entre les divers types de fermentation alcoolique, entre la fermentation alcoolique et la fermentation lactique, correspondent à des transformations secondaires des produits fondamentaux de la fermentation. Ces distinctions ont une grande valeur pratique, mais ne doivent point nous cacher que le problème de la fermentation des hexoses forme un tout.

Mon intention n'est pas ici d'apporter une contribution à l'étude du mécanisme de la fermentation des hexoses.

Je me suis borné à me faire une idée de la fermentation causée par les algues. Cette fermentation se faisait à pH 7,1, en présence de bicarbonate de soude en concentration 0,015 m. qui, d'une part joue le rôle de tampon, d'autre part neutralise les acides au fur et à mesure qu'ils se forment. Il y avait lieu donc de distinguer entre le CO^2 provenant directement de la molécule de sucre, et le CO^2 chassé du bicarbonate par un acide organique apparu au cours de la fermentation. Il est aisé de faire ce départ, en dosant le bicarbonate existant en solution au début et à la fin de l'opération. Ce dosage se fait manométriquement ainsi que je l'ai décrit au chapitre I^{er}. Le tableau 35 donne le résultat des mesures, les deux tiers seulement du CO^2

TABLEAU 35. — *Acides organiques et CO^2 de la fermentation chez Chlorella.*

Date	Durée h.	Poids mgr.	CO^2 total apparu mm ³	CO^2 formé directement	CO^2 déplacé par les acides formés	CO^2 formé $\frac{CO^2 \text{ total}}{p. 100}$
	4,30		90	56	34	62
	7		130	86	47	65

qui apparaît est formé directement dans la fermentation, un tiers provient de la fermentation d'acides organiques.

J'ai fait aussi quelques microdosages d'alcool. Les quantités d'alcool éthylique qui apparaissent sont notablement plus faibles que les quantités de CO_2 formées directement dans la fermentation.

Parmi les acides organiques qui apparaissent, j'ai cherché vainement à mettre en évidence l'acide lactique. Il semble y avoir par contre de petites quantités d'un corps réducteur, ou d'un acide cétonique.

La fermentation des algues est donc une fermentation d'un type mixte : pour une part, le tiers peut être une fermentation alcoolique, pour une part une fermentation où apparaissent des produits réducteurs et des acides organiques. Il est possible que pour une part, l'équation de NEUBERG, de la fermentation du troisième mode, soit applicable ici. Je me réserve de revenir plus tard sur ce problème.

§ 3. — Fermentation en présence d'air et de KCN.

L'intensité de la fermentation de la levure de bière est plus faible en présence d'air qu'en présence d'azote ; si l'on paralyse (O. WARBURG, 1924 ; O. MEYERHOF, 1925) la respiration au moyen de cyanure de potassium, l'intensité de la fermentation en présence d'air augmente dans des proportions considérables ; le phénomène est particulièrement facile à mettre en évidence avec les levures sauvages, dont la fermentation en présence d'air est 10 fois plus faible que dans l'azote, mais dont la fermentation en présence d'air et de KCN à M/500 est presque égale à la fermentation dans l'azote. Le phénomène est tout à fait général, et se retrouve avec les bactéries de la fermentation lactique (O. MEYERHOF et P. FINKLE, 1925).

Nous avons vu que le cyanure de potassium supprime, chez *Chlorella*, l'augmentation de respiration produite par les diverses substances jouant le rôle d'aliment. Il était à présumer que l'acide cyanhydrique ferait apparaître la fermentation en présence d'air. On sait que, d'une façon générale, la fermentation est beaucoup moins sensible à l'action de l'acide cyanhydrique

que la respiration. Il était facile de vérifier que, en présence de cyanure de potassium en solution étendue, la fermentation dans l'air était égale à la fermentation dans l'azote, et toutes deux égales à la fermentation dans l'azote sans cyanure. Le tableau 36 montre qu'il en est bien ainsi, non seulement pour *Chlorella*, mais encore pour les diverses espèces d'algues que j'ai étudiées.

TABLEAU 36. — Fermentation aérobie et anaérobie en présence de KCN $5 \cdot 10^{-4}$ M, comparée à la respiration et à la fermentation normale.

Tous les récipients contiennent du glucose à 1 p. 100.

Dates 1927	Durée h.	Poids mgr.	Espèces étudiées	I _{O₂}	I _{O₂} + KCN	F _{CO₂} + KCN	F _{N₂} CO ₂	F _{N₂} CO ₂ + KCN
14 III	4	10	<i>Chlorella</i>	5,8	4,2	4,6	4,6	4,6
16 III	4	20	»	5,0	4,3	4,5	4,45	4,4
21 III	3	15	<i>Coelastrum</i>	5,3	3,3	2,4	2,4	2,4
12 III	2	11	»	6,0	3,3	3,4	3,8	3,4
29 III	4	8	<i>Scenedesmus</i>	6,6	0,5	4,6	4,6	2,6

Il est remarquable de voir que nous ne trouvons ni chez *Scenedesmus*, ni chez *Hæmatococcus*, la moindre anomalie dans ce cas. Cela tend à nous montrer que la fermentation est un phénomène complètement indépendant de la respiration dans son origine.

§ 4. — Rapports entre la fermentation et la respiration.

Il ressort des faits que je viens de décrire que le glucose qui est fermenté par la cellule d'algues est retenu par la cellule d'une manière complètement indépendante du glucose qui intervient dans la respiration. Il y a quelque part dans la cellule un ferment qui fixe et transforme les seuls hexoses fermentescibles, quelque part ailleurs une substance, une sorte de ferment respiratoire, qui a de l'affinité pour le glucose, les aldé-

hydres et toute la série de corps que nous avons étudiés, pour les oxyder dans le phénomène respiratoire.

Cependant, fermentation et respiration ne sont point deux phénomènes indépendants, puisque normalement en présence d'oxygène la fermentation n'apparaît point. La fermentation apparaît en présence d'oxygène et de cyanure de potassium. Ce phénomène pourrait s'interpréter de la manière suivante : les produits de fermentation sont normalement oxydés au cours de la respiration ; le cyanure de potassium empêche leur oxydation, comme il empêche celle du sucre, de l'aldéhyde, etc. Etant donné que le CO_2 dégagé en anaérobiose est un peu moins du tiers du CO_2 dégagé en présence d'oxygène et de sucre, cette explication n'est pas absurde. C'est la vieille explication proposée par PFEFFER (1881) pour expliquer les rapports entre la fermentation et la respiration.

Elle est pourtant peu vraisemblable. En effet, les recherches de O. WARBURG (1924) sur les cellules cancéreuses, de O. MEYERHOF (1925) sur la levure, le ferment lactique, leur ont montré qu'en présence d'oxygène, la respiration entraîne une diminution de la quantité de sucre fermenté qui est 3 à 6 fois la quantité de sucre brûlé pendant le même temps. Si l'explication que nous avons donnée était vraie, l'oxygène ne pourrait soustraire à la fermentation qu'une quantité de sucre égale à la quantité de sucre oxydé.

L'explication de PFEFFER ne peut donc s'appliquer ni aux levures, ni aux bacilles lactiques.

Il est peu satisfaisant pour l'esprit d'admettre que les algues inférieures se comportent autrement que des organismes aussi différents que le muscle des Vertébrés et des Invertébrés, la cellule de levure ou de bacille lactique.

Les algues inférieures, qui constituent un matériel excellent pour l'étude de la respiration en soi, ne permettent donc pas d'élucider la question essentielle des rapports de la respiration et de la fermentation.

Ayant pour dessein ici, non de faire la monographie physiologique d'un groupe, mais d'apporter quelques clartés sur des points encore obscurs de physiologie générale, j'étudierai dans de prochains chapitres, les rapports de la fermentation et de la

respiration chez les végétaux supérieurs. Nous y verrons que l'antagonisme de la respiration et de la fermentation, entrevu par PASTEUR, établi sur de solides données quantitatives par O. MEYERHOF est valable pour la cellule végétale comme pour les autres cellules vivantes.

CHAPITRE V

DE LA FERMENTATION CHEZ QUELQUES PHANÉROGAMES

- § 1. Sur l'existence d'une fermentation chez les Phanérogames.
- § 2. Nature de cette fermentation.
- § 3. La fermentation comparée à la respiration chez les plantules de *Lathyrus odorata*.
- § 4. Respiration et fermentation des organes adultes.
- § 5. Respiration et fermentation des diverses pièces florales.

§ 1. — De l'existence d'une fermentation chez les végétaux supérieurs.

Avant de chercher à étudier le mécanisme des rapports entre la fermentation et la respiration, je commencerai par étudier de quelle façon se présentent l'un et l'autre phénomène chez les phanérogames.

Les phénomènes de croissance et de reproduction y sont très étroitement localisés en certains points; existe-t-il un rapport entre l'activité morphogène des tissus, entre leur différenciation morphologique, et les coefficients physiologiques que nous mesurons sous le nom d'intensité de fermentation ou de respiration? Il y a peu d'années encore, pareille question eut paru certes intéressante, mais non d'un intérêt fondamental au point de vue de la physiologie générale. Aujourd'hui cette question ne se pose pas, elle s'impose. O. WARBURG a montré, chez les Vertébrés, que toute cellule en voie de croissance montrait une activité fermentaire considérable; qu'il s'agisse d'une cellule de l'embryon, d'une cellule des enveloppes embryonnaires, d'une cellule d'une tumeur cancéreuse maligne, la cellule qui se multiplie forme environ 10 p. 100 de son poids sec d'acide

lactique par heure en anaérobiose. Les tissus adultes forment seulement 1 à 2 p. 100 de leur poids sec d'acide lactique par heure.

La différence est donc énorme. Il est au moins aussi facile de distinguer par des mesures manométriques, entre des cellules au repos et des cellules en voie de croissance, que de les distinguer au microscope.

Il n'y a pas seulement parallélisme entre la vitesse de croissance et la vitesse de la fermentation lactique. O. WARBURG a pu montrer que la cellule cancéreuse peut vivre, sinon se développer pendant un certain temps, aux dépens de la seule fermentation du sucre dans l'azote. Ainsi les analogies les plus étroites nous apparaissent entre la cellule de levure, qui est un végétal, et la cellule cancéreuse des animaux à sang chaud.

Les recherches de WARBURG ne sont que la suite directe des travaux de PASTEUR, qui montra que la levure se développe, en anaérobiose, aux dépens de la fermentation, et de Claude BERNARD, qui avait montré le premier l'existence de la fermentation lactique dans les tissus des vertébrés. C'est la vieille idée de Claude BERNARD, que les phénomènes fondamentaux de la vie sont les mêmes chez les végétaux et les animaux, que je cherche à reprendre ici.

PASTEUR lui-même écrivait déjà en 1860 dans son mémoire « Fermentations et générations dites spontanées » ceci :

« J'ai eu l'occasion de relire, dans le cours de mes recherches, les remarquables travaux de M. PAYEN sur la composition des végétaux, et je dois avouer que les nombreux rapports que l'on peut établir entre la levure et les cellules des jeunes organes des plantes se présentaient à chaque instant à mon esprit ».

La suite de ce travail montrera combien cette idée de PASTEUR était féconde.

Je ne referai pas ici l'historique des recherches sur la respiration des végétaux supérieurs, qui est trop connu, mais celui des recherches sur la fermentation, qui m'est indispensable pour justifier les expériences que j'ai instituées.

La mise en évidence de la production de CO^2 par les tissus végétaux privés d'oxygène remonte aux origines mêmes de la

chimie moderne et de la physiologie végétale. ROLLO (1798), DE SAUSSURE (1804), DUMONT (1819), BÉRARD (1821), DÖBEREINER (1822), la signalèrent.

Le premier qui rattâcha ce phénomène aux fermentations produites par les microorganismes, et qui l'opposa à la respiration, fut PASTEUR (1872). Répétant une vieille expérience de BÉRARD (1821), PASTEUR plaça des grappes de raisin dans une atmosphère de CO_2 , les y laissa 24 heures, constata ensuite la production d'alcool dans les tissus. Cette expérience est beaucoup plus exacte que celle de LECHARTIER et BELLAMY (1869) que PASTEUR ne connut d'ailleurs qu'après la publication de son travail.

LECHARTIER et BELLAMY plaçaient des fruits dans une atmosphère confinée et observaient, au bout de plusieurs mois, le remplacement de l'oxygène dans le flacon par du CO_2 , et la production d'alcool dans les tissus. Mais les tissus étaient morts, de sorte que l'expérience ne nous apprend rien sur la vie normale des tissus.

L'expérience de LECHARTIER et BELLAMY fut refaite, et cette fois d'une façon parfaitement correcte, avec des précautions rigoureuses d'asepsie, par MATRUCHOT et MOLLIARD; des fragments de betterave, de carotte, de pommes de terre, étaient placés en milieu confiné; à la respiration faisait suite la fermentation, lorsque l'oxygène était consommé. La durée de l'expérience portait sur plusieurs semaines. Les auteurs ont fait ensuite une étude cytologique minutieuse des tissus qui avaient fermenté. L'expérience a été depuis répétée par G.-R. HILL (1911).

Les organes étudiés par les auteurs cités étaient tous des organes de réserves, ou des fruits qui ont accumulé une quantité anormale d'hydrates de carbone. C'est à MÜNTZ (1878) que nous devons une très jolie expérience, démontrant que les tissus assimilateurs des végétaux sont également capables de fermenter. MÜNTZ plaçait des plantes entières (betteraves, géranium, chou, lamier blanc, Portulacca) vivant en pots, dans une atmosphère d'azote; au bout de 24 heures, il mettait en évidence la production d'alcool dans les tissus, au moyen de la réaction de l'iodoforme, il en trouva de 1 à 2 p. 1.000 de tissu frais; d'autre part, les plantes qui avaient subi ainsi une cer-

taine anaérobieuse, continuaient leur croissance aussi normalement que les plantes témoins. Cette remarquable expérience démontre la proposition de PASTEUR. « La fermentation est la vie sans air ».

La fermentation apparaît dès l'instant que l'oxygène n'arrive plus aux cellules, et ne constitue pas un phénomène pathologique, même chez les végétaux supérieurs, car les cellules qui ont fermenté peuvent continuer à vivre normalement. L'expérience de MÜNTZ démontre élégamment ces deux points; toutefois la démonstration est purement qualitative; nous ne savons pas encore quelle est l'intensité comparée des deux phénomènes, respiration et fermentation.

L'étude quantitative de la respiration et de la fermentation fut abordée, après MÜNTZ, notamment dans le cas particulier des germinations, par de nombreux auteurs.

La détermination du rapport $\frac{F_{CO_2}^{N_2}}{I_{O_2}}$ leur a donné, selon le matériel étudié, à peu près toutes les valeurs possibles comprises entre 0 et 1. Des tableaux de chiffres de PFEFFER (1881), WILSON (1882), MOELLER (1884), JUNITZKI (1907), FERNANDES (1923), BOYSEN JENSEN (1923), on peut conclure ceci :

1° Dans les tissus riches en hydrates de carbone, germinations de Légumineuses, de Graminées, tubercule de pomme de terre, racine de la carotte, baies de raisin, feuilles adultes, on trouve :

$$0,6 < \frac{F_{CO_2}^{N_2}}{I_{O_2}} < 1.$$

2° Dans les tissus riches en matières grasses, germinations de Crucifères, de Cannabinées, on trouve assez régulièrement :

$$0,1 < \frac{F_{CO_2}^{N_2}}{I_{O_2}} < 0,4.$$

Pour l'instant, retenons que pour une très large catégorie de tissus, le rapport considéré est voisin de 1 et en tous cas très supérieur à 0,3. Je discuterai, au chapitre suivant, les conséquences fort importantes qui résultent de cette simple constatation numérique.

§ 2. — Nature de la fermentation chez les végétaux supérieurs.

Tandis que chez les Vertébrés, la fermentation des tissus est essentiellement aux erreurs d'expériences près (1 p. 100) une fermentation lactique, la fermentation chez les végétaux est dans la plupart des cas, mais pas toujours cependant, une fermentation alcoolique.

Chez le Pois, GODLEWSKI et POLZENIUSZ (1901) puis NABOKICH (1903) ont montré qu'à une molécule de CO_2 correspondait une molécule d'alcool. GODLEWSKI a étendu ce résultat au Lupin (1904).

Lorsque les graines contiennent des réserves grasses, pour une molécule d'alcool apparaissent deux molécules de CO_2 . C'est le cas du Ricin (NABOKICH, 1903), de *Lepidium sativum* (KOSTYTSCHEW, 1913), de la Moutarde (BOYSEN JENSEN, 1923).

Dans beaucoup d'organes adultes, racines, tiges, on retrouve la proportion 1, plus rarement la proportion 2 CO_2 pour 1 $\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}$.

Les tubercules de pommes de terre ne donnent aucune trace d'alcool ; la fermentation subsiste mais n'est plus une fermentation alcoolique.

L'histoire chimique de la fermentation chez les végétaux supérieurs est encore presque entièrement à faire, et il n'entrait pas dans le plan de ce travail de la reprendre. Je me borne à noter que chez les Légumineuses, le CO_2 dégagé provient pratiquement d'une fermentation alcoolique, et à admettre que dans cette famille, un molécule de CO_2 correspond à $1/3$ de molécule d'hexose détruite.

§ 3. — Fermentation et respiration des germinations de Pois de senteur.

J'ai cherché à étudier les rapports entre l'état physiologique des tissus, l'intensité de la fermentation, et l'intensité de la respiration, en déterminant la valeur absolue de ces grandeurs, au cours de l'évolution entière d'une même plante. Les conditions à remplir par l'objet à étudier étaient les suivantes :

1. Avoir un métabolisme essentiellement hydrocarboné, afin de n'être pas gêné par le trouble qu'apporte le métabolisme des corps gras.

2. Présenter, en anaérobiose, la fermentation alcoolique typique afin de pouvoir considérer le CO_2 dégagé comme mesurant l'intensité du phénomène de fermentation.

3. Posséder des pièces florales de grande dimension, en particulier des ovules faciles à isoler, afin de pouvoir étudier la physiologie du développement embryonnaire.

4. Avoir une évolution rapide, afin de pouvoir grouper toutes les mesures en une même saison, les plantes étant d'un bout à l'autre de leur croissance dans des conditions externes comparables.

Le Poïs de senteur — *Lathyrus odorata*, remplit toutes ces conditions ; j'ai choisi une variété *maxima*, pour avoir des tissus à grande vitesse de croissance, et en même temps *alba*, pour étudier le métabolisme des pétales non troublé par la formation des anthocyanes.

Les graines étaient mises à gonfler 24 heures dans de l'eau de source, puis mises à germer sur du papier humide à l'obscurité dans un placard. Toute l'opération se faisait à une température comprise entre 19 et 21°, très voisine par conséquent de la température des mesures de respiration qui fut toujours 20.2 ± 0.05 .

Avant de procéder aux mesures, les germinations étaient toujours *séparées* des cotylédons : la seule chose qui nous intéresse ici, est l'activité du tissu vivant, et non ce qui se passe dans la masse de substances de réserves qui se trouvent dans les cotylédons.

L'activité physiologique a été déterminée à partir du moment où les embryons avaient 1 centimètre de long (c'est-à-dire où ils sont encore pratiquement réduits à la radicule) jusqu'au moment où ils ont, racines et tiges, environ 15 centimètres. A ce moment, ils commencent déjà à s'étioler à l'obscurité, et les expériences cessent d'être comparables.

Les embryons étaient introduits entiers dans les chambres manométriques. Il est facile d'introduire même une plantule de 12 centimètres dans les récipients utilisés, en l'enroulant

sur elle-même en suivant les parois internes de la fiole conique. Les récipients contenaient toujours 2 centimètres cubes de solution de RINGER, sans bicarbonate pour la mesure de la consommation en oxygène, avec une concentration en bicarbonate de 0,015 Mol/litre pour la mesure de la fermentation.

La respiration s'étudiait dans l'air, la fermentation dans de l'azote à 5 p. 100 de CO_2 débarrassé d'oxygène par passage sur de la tournure de cuivre au rouge.

Les embryons étaient partiellement en contact, mais non entièrement plongés, dans une solution saline; ils étaient à l'abri de la dessiccation, aussi bien qu'à l'abri de l'exosmose de substances salines et organiques qu'aurait entraînée l'eau pure.

La mesure du CO_2 dégagé dans l'azote est d'interprétation théorique très simple : la mesure commence après environ 1 heure de contact des embryons avec la solution saline et bicarbonatée, et l'atmosphère chargée d'acide carbonique. Les tissus sont saturés de CO_2 , l'équilibre entre les trois milieux est réalisé. Un gradient de concentration de CO_2 s'établit à l'intérieur des tissus, entraînant la diffusion du CO_2 vers l'extérieur. Quel que soit ce gradient, il suffit qu'il reste invariable au cours de la mesure pour que le CO_2 émis à l'extérieur corresponde au CO_2 dégagé par les cellules en anaérobiose. Il faut naturellement tenir compte de la solubilité du CO_2 dans le liquide, et aussi dans le tissu des plantes; cette dernière solubilité peut, en première approximation (il ne s'agit que d'un petit terme de correction), être prise égale à celle du CO_2 dans l'eau.

L'absorption d'oxygène par les tissus ne représente pas, *a priori*, la respiration de l'ensemble des cellules enfermées dans le récipient. Il faut d'abord démontrer que l'oxygène parvient à toutes les cellules du tissu. Le gradient de concentration se produit ici en sens inverse de ce qu'il est pour le CO_2 , de sorte que la concentration en O_2 peut très bien s'annuler à l'intérieur du tissu, si celui-ci est trop épais.

Il ne nous est pas possible de calculer le gradient de diffusion dans les tissus eux-mêmes, mais il est facile de le calculer dans un système physique assez analogue aux tissus pour que nous ayons une idée de l'ordre de grandeur des phénomènes (O. MEYERHOF, 1927).

Considérons un cylindre de tissu de hauteur très grande l par rapport au rayon r ; ce tissu supposé homogène consomme J_{O_2} d'oxygène par unité de volume et de temps ; un élément du cylindre dl , consommera pendant le temps dit :

$$dx_{O_2} = J_{O_2} \pi r^2 dl dt.$$

Mais, pendant le même temps, c étant la concentration en oxygène dans le tissu, il a diffusé à travers la paroi externe du cylindre la quantité (D = coefficient de diffusion de l'oxygène)

$$q_0 = D 2 \pi r dl \frac{dc}{dr} dt.$$

Faisons le calcul dans le cas limite où la quantité d'oxygène diffusée suffit juste à assurer l'alimentation du tissu ; il suffit de poser que les deux quantités précédemment écrites sont égales, et de simplifier en supprimant les différentielles.

$$J_{O_2} \pi r^2 = D 2 \pi r \frac{dc}{dr}$$

ou

$$\frac{dc}{dr} = \frac{J_{O_2}}{2D} r$$

d'où

$$c = \frac{J_{O_2}}{4D} r^2 + C.$$

C est la constante arbitraire d'intégration, que nous éliminons en posant que pour $r = 0$, $c = 0$, d'où $C = 0$.

La relation entre le rayon limite r_0 que ne peut dépasser le cylindre pour une concentration d'oxygène c_0 est :

$$r_0 = 2 \sqrt{c_0 \frac{D}{J_{O_2}}}.$$

Prenons pour D le coefficient de diffusion de l'oxygène, la valeur qu'il a dans l'eau ; D est donné dans les tables en prenant pour unité de longueur le centimètre, pour unité de pression la pression atmosphérique, pour unité de temps la minute.

Dans ces conditions, à 20° , D vaut $1,4 \cdot 10^{-5}$, ce qui signifie que $1,4 \cdot 10^{-5} \text{ cm}^3$ d'oxygène traversent en 1 minute 1 cm^3 d'eau, la pression d'oxygène étant de 1 atmosphère sur l'une des faces, et nulle sur la face opposée.

Il faut exprimer J_{O_2} en unités équivalentes. Nous verrons que I_{O_2} , qui est la consommation d'oxygène rapportée au poids sec et à l'heure est égale à 4 pour les plantules de *Lathyrus* ; rapportée au poids frais, c'est-à-dire pratiquement au volume, nous aurons sensiblement $0,5 \text{ cm}^3$ d'oxygène par cm^3 de tissu, et rapportée à la minute, $8 \cdot 10^{-3} \text{ cm}^3$.

Dans l'air,

$$c_o = 0,2.$$

J'en tire pour r_o

$$r_o = 2\sqrt{0,2 \frac{4 \cdot 10^{-5}}{8 \cdot 10^{-3}}} = 3,74 \cdot 10^{-2}.$$

Le diamètre de la tige cylindrique ne devra pas dépasser $0,75$ millimètres pour pouvoir être considérée comme saturée d'oxygène.

Un grand nombre de tiges et de racines dépassent $0,75$ millimètres d'épaisseur ; il faut en conclure :

Ou bien que l'intensité respiratoire tend naturellement à s'annuler dans les parties profondes, dans la moelle en particulier.

Ou bien que les tissus profonds sont en anaérobiose.

Ou bien que les tissus végétaux ne doivent pas être considérés comme des masses homogènes partout imprégnées d'eau, mais qu'ils sont parcourus par des lacunes remplies d'air, permettant une rapide circulation de l'oxygène. Le tissu végétal avec ses lacunes serait alors comparable au corps d'un insecte parcouru par les trachées.

L'expérience montre que les cas 1 et 2 sont rares, et que c'est le troisième cas qui est de beaucoup le plus fréquent.

Les belles recherches de M. DEVAUX (1891) ont montré que les fruits charnus, les tubercules, les racines épaisses, possèdent une atmosphère interne, remplissant les lacunes du tissu, et que cette atmosphère interne contient toujours de l'oxygène en assez forte proportion.

Etant donné la faiblesse du coefficient de diffusion, le problème de la circulation de l'oxygène dans les tissus végétaux se pose à peu près dans tous les groupes, sauf les mousses et les algues unicellulaires.

Le système lacunaire, qui, n'étant pas morphologiquement

différencié, n'a fait l'objet jusqu'ici d'aucune étude anatomique, nous apparaît comme d'une importance physiologique égale au système sécréteur ou au système des vaisseaux conducteurs de la sève.

TABLEAU 37. — *Respiration et fermentation de germinations de Lathyrus.*

N ^o	Dates	Age en jours	Longueur en millimètres	I _{O₂}	P ^{N₂} _{CO₂}
1	28 VI	4	10- 15	4,3	3,0
2	25 VI	6	10- 20	4,2	2,6
3	21 VI	8	20- 40	4,1	1,8
4	15 VI	10	50- 60	3,3	1,7
5	24 VI	11	40- 60	2,9	1,4
6	17 VI	15	100-150	2,6	0,8
7	30 VI	26	200-300	7,7	0,7
8	28 VI	21	100-120	1,0	0,5

Les germinations de la plupart des races de fève, de pois et de haricot produisent des plantules ayant 2, 3, 4, voire 5 millimètres de diamètre. J'ai considéré ces objets, pourtant classiques en physiologie végétale, comme peu favorables pour les recherches que j'ai entreprises, où la respiration cellulaire seule m'intéresse. Il faudrait montrer que les germinations de ces espèces possèdent un système lacunaire suffisant pour que tous les tissus soient suffisamment pourvus en oxygène.

Les plantules de *Lathyrus odorata maxima alba* que j'ai eues entre les mains avaient un diamètre qui n'a guère dépassé le millimètre; j'ai considéré que j'étais assez rapproché de la limite imposée par le coefficient de diffusion pour pouvoir considérer pratiquement la masse de tissu comme saturée d'oxygène. Mais dans toute recherche de physiologie végétale comparée, il y aura lieu de démontrer que deux tissus différents sont bien placés dans les mêmes conditions, c'est-à-dire tous deux saturés d'oxygène.

En raison de ce que je viens de dire, comparer la respiration de cotylédons, qui sont des tissus massifs, et qui présentent réellement de l'anaérobiose, comme nous le verrons plus loin, n'a aucun sens.

J'ai étudié exclusivement dans ce chapitre, la respiration des plantules détachées soigneusement des cotylédons, au moyen d'un scalpel.

D'autre part, les premiers stades du gonflement, au moment où la racicule n'avait pas encore commencé à croître, étaient sans intérêt pour moi. Je n'ai pris que des plantules montrant déjà une forte croissance.

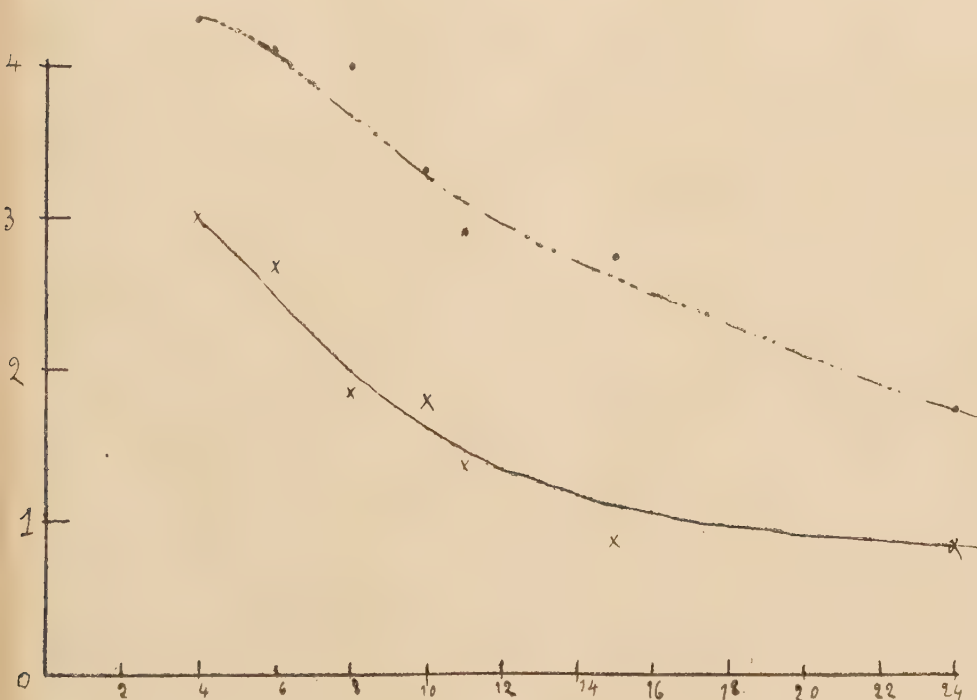


Fig. 9.

Abscisses : Temps en jours, à partir du début de la germination
(à 20°, à l'obscurité).

Ordonnées : Intensités de fermentation, ou de respiration :

..... Intensités de respiration.

———— Intensités de fermentation.

Dans ces conditions expérimentales, la respiration est maxima au début de la croissance, baisse ensuite, au fur et à mesure que la croissance se localise vers l'extrémité de la racine et de la tige.

L'intensité de la fermentation baisse également, et plus rapidement que l'intensité de la respiration. La figure 9 illustre cette proposition. Ainsi que nous venons de le voir, nous ne pouvons attribuer la valeur élevée de l'intensité de la fermentation à une anaérobiose partielle des tissus en présence d'air. Il s'agit bien d'une propriété spécifique des cellules jeunes.

§ 4. — Fermentation et respiration des organes adultes de diverses espèces.

Un lot de graines de *Lathyrus odorata alba maxima* furent plantées dans des pots, élevées en serre froide pendant les mois de juin à septembre. Un lot de graines d'*Ipomœa grandiflora alba* fut étudié de même. La terre employée était un terreau sablonneux très léger; il était facile de déterrer la plante entière, d'obtenir des racines propres.

Un individu n'ayant encore que 30 centimètres de haut, et 4 à 5 feuilles, est amplement suffisant pour déterminer simultanément I_{O_2} et $F_{CO_2}^{N^2}$ sur la racine, la tige, et les feuilles prises séparément. Les mesures rapportées ici se rapportent donc toujours aux organes d'un même individu.

La cueillette était faite généralement entre 10 et 11 heures du matin, la mesure commençait vers midi. Les tissus étaient donc parfaitement frais. La durée de toute l'opération (4 à 5 heures) était beaucoup trop courte pour que les tissus aient à souffrir des manipulations qu'on leur faisait subir. Immédiatement après l'opération, on déterminait le poids sec des divers organes.

Le tableau 38 donne quelques résultats.

On constatera que, aux erreurs d'expériences et aux différences individuelles près, l'intensité respiratoire et l'intensité de fermentation restent les mêmes d'un organe à l'autre et d'une saison à l'autre. Hée, qui a étudié l'intensité respiratoire au cours du développement de plusieurs espèces (*Brassica Napus*, *Lupinus albus*, *Vicia Faba*, *Allium Porrum*), est déjà arrivé aux mêmes résultats que nous. La respiration, aussi bien que la fermentation apparaissent chez les végétaux comme des propriétés

TABLEAU 38. — *Respiration et fermentation des divers organes végétatifs de Lathyrus odorata.*

N ^{os}	Dates	Age en jours de la plante entière	Organes étudiés	I _O ²	F ^{N²} _{CO²}
1	30 VI	30	Bourgeons	3,5	1,0
2			Feuilles	1,7	0,7
3			Racines	1,6	1,0
4	1 VII	31	Feuilles	1,4	0,8
5			Tiges (coupée en morceaux)	1,6	0,8
6	20 IX	122	Bourgeons	3,6	1,0
7			Feuilles	1,8	0,6
8	21 IX	123	Feuilles jeunes	2,2	0,9
9			Feuilles âgées	2,3	0,7
10			Tige (coupée)	2,0	1,1

cellulaires, indépendantes de l'ensemble de l'individu, indépendantes de toute coordination.

Il m'a été possible d'isoler les bourgeons placés à l'aisselle des feuilles ; une dizaine de jeunes bourgeons, ayant de 1 à 3 millimètres de longueur, suffisent amplement pour la détermination des coefficients physiologiques. L'expérience montre alors que l'intensité respiratoire des bourgeons vaut à peu près deux fois l'intensité respiratoire des tissus adultes, et se trouve être à peu près égale à l'intensité respiratoire des tissus embryonnaires.

Ainsi grâce à la sensibilité de la technique dont je disposais, j'ai pu mettre en évidence ce fait important que la cellule du bourgeon se comporte, au point de vue de la respiration, comme la cellule de la jeune plantule. Toutefois, la cellule du bourgeon n'est pas identique à une cellule embryonnaire, car par son intensité de fermentation, elle se rapproche beaucoup de la cellule adulte.

Ce fait paraîtra assez naturel, si l'on songe qu'au cours de la germination, l'intensité de fermentation diminue plus tôt et plus vite que l'intensité respiratoire ; si l'on se reporte à la courbe publiée par E. NEGELEIN (*Métabolisme cellulaire et métabolisme des tumeurs*, tome II, chapitre 15) donnant l'intensité de la fermentation lactique au cours du développement

embryonnaire du rat, on constatera un maximum très accusé, suivi d'une chute rapide. Bien avant la naissance, les cellules du fœtus se comportent déjà presque comme des cellules adultes, quoique l'ensemble du jeune être soit encore en pleine période de croissance. Mais le nombre de cellules en voie de division est déjà petit par rapport au nombre total de cellules de l'organisme.

Il en est de même dans les bourgeons, où nous savons que la multiplication cellulaire est localisée chez les initiales et les cellules qui les avoisinent immédiatement.

TABLEAU 39. — *Fermentation et respiration des organes végétatifs de diverses espèces.*

Dates	Espèces étudiées	Organes	I_{O_2}	$F_{CO_2}^{N^2}$
48 V	<i>Caltha palustris</i>	Feuille	1,0	1,0
		Tige	1,2	0,8
46 V	<i>Valeriana officinalis</i>	Feuille	1,8	1,1
		Tige	1,5	1,4
44 V	<i>Elodea Canadensis</i>	Sommet végétatif	0,9	0,3
20 V	<i>Saxifraga Tridactylites</i>	Tige	1,0	0,3
11 VI	<i>Ipomœa grandiflora</i> (jeun. plantes)	Tige	2,5	1,1
		Feuille	2,2	0,8
		Racine	2,4	1,2

A titre de comparaison, j'ai déterminé les I_{O_2} et les $F_{CO_2}^{N^2}$ chez quelques espèces appartenant à des groupes bien différents de *Lathyrus*, mais dont les tissus restent doués d'une croissance vigoureuse et restent dépourvus de toute lignification. Comme on pouvait s'y attendre, les résultats restent du même ordre, voire pratiquement identiques ; l'Elodée du Canada seul a des coefficients sensiblement plus bas (Tableau 39).

§ 5. — Fermentation et respiration des pièces florales.

Th. DE SAUSSURE (1822) a découvert les caractères essentiels de la respiration des tissus floraux : l'intensité respiratoire est beaucoup plus élevée dans les organes mâles et femelles que dans les tissus végétatifs.

CURTEL (1897) a donné quelques mesures de quotient respiratoire. Mme MAIGE (1911) a montré que l'intensité respiratoire, très élevée dans les pétales jeunes, diminue lorsqu'ils atteignent leur taille maxima. La respiration du pistil croît au contraire avec l'âge de la fleur.

« On peut admettre, écrit-elle, par analogie avec l'étamine, « que les ovules ont une respiration plus active que la partie « végétative. Mais c'est là une hypothèse ».

L'hypothèse de Mme MAIGE était entièrement justifiée; les résultats que j'ai obtenus, groupés dans le tableau 40 confirment les faits acquis et les suppositions émises. L'intensité respiratoire du pétale en voie de croissance est égale à celle de la

TABLEAU 40. — *Fermentation et respiration des pièces florales de Lathyrus odorata à 20°2.*

N ^{os}	Dates	Pièces étudiées	I _O ²	F ^{N²} _{CO²}
1	19 IX	Pétale en voie de croissance	3,3	1,3
2	»	Pétale ayant achevé sa croissance	2,6	0,8
3	22 IX	Filets des étamines	1,6	0,6
4	»	Ovaires entiers	3,0	0,9
5	24 IX	Ovaires entiers	2,4	0,7
6	23 IX	Jeunes ovules	3,3	2,0
7	24 IX	Très jeunes ovules	4,2	3,7

plantule jeune ou à celle du bourgeon; elle devient à peine supérieure à celle de la feuille, lorsque la croissance est achevée. L'ovaire entier a une intensité respiratoire qui se rapproche de celle du bourgeon. Les ovules ont une intensité respiratoire qui est celle des plantules en germination, et, fait remarquable, on retrouve dans l'ovule très jeune l'intensité de fermentation que l'on trouve chez les jeunes plantules. Ainsi une intensité de fermentation élevée se trouve caractériser le tissu embryonnaire indifférencié, sur la plante mère ou sur la graine.

DE SAUSSURE avait découvert, sur *Acorus Calamus*, que les organes mâles possèdent une intensité respiratoire très élevée, beaucoup plus élevée même dans ce cas que celle des organes

femelles. Mme MAIGE a retrouvé ce résultat, mais beaucoup moins marqué, chez *Papaver Rhæas* par exemple. Les étamines des Papilionacées sont trop peu nombreuses et trop petites pour, si sensible que soit la méthode que j'ai employée, qu'une détermination de I_{O_2} soit possible avec les seules anthères. J'ai pu faire cette détermination sur *Caltha palustris* ou *Aquileja vulgaris*, et j'ai retrouvé une valeur relativement élevée pour I_{O_2} . Mais beaucoup plus caractéristique est la valeur élevée de l'intensité de fermentation, trouvée sur les ovules fécondés, et en voie de croissance et sur eux seuls. Les valeurs élevées pour $F_{CO_2}^{N_2}$ des ovules ne se retrouvent qu'à condition d'observer les trois précautions suivantes :

1) Etudier des ovules dont la plus grande dimension ne dépasse guère le millimètre, et cela pour deux raisons :

a) Il faut que les tissus soient saturés d'oxygène, pour que la mesure de I_{O_2} ait un sens.

b) Il faut que les tissus soient encore formés uniquement de cellules embryonnaires, n'ayant pas encore accumulé de réserves.

Dès que les ovules deviennent un peu gros, les intensités de fermentation elles-mêmes, rapportées au poids sec, n'auraient plus aucun sens, puisqu'elles seraient divisées par une masse de substances inertes.

Les ovules de 1 millimètre de dimension environ ont un poids sec de l'ordre de 0,1 milligramme. Une cinquantaine d'ovules suffisent pour faire une détermination, les quantités à mesurer étant de l'ordre de 20 millimètres cubes par heure.

2) Etudier des fleurs fraîchement coupées.

L'intensité respiratoire des diverses pièces florales se maintient constante pendant 5 ou 6 heures au moins, ce qui permet largement de faire des mesures. L'intensité de fermentation est une grandeur déjà plus fugitive, qui est souvent déjà plus faible la seconde heure que la première. Cela se conçoit, étant donné que dans l'azote, les réserves hydrocarbonées des tissus se détruisent trois fois plus rapidement que dans l'oxygène. C'est pourquoi je considère les valeurs que j'ai indiquées pour I_{O_2} comme correctes, celles indiquées pour $F_{CO_2}^{N_2}$ comme enta-

TABLEAU 41. — *Fermentation et respiration des pièces florales de diverses espèces à 20°2.*

N ^{os}	Dates	Espèces	Pièces étudiées	I _{O²}	F ^{N²} _{CO²}
1	18 V	<i>Caltha palustris</i>	Pétales	2,1	1,5
2	»		Étamines	3,3	1,6
3	17 V		Ovules	3,6	3,4
4	26 V.	<i>Aquileja vulgaris</i>	Sépales	1,5	0,6
5			Pétales	2,0	0,6
6			Étamines	1,9	0,9
7			Ovules	1,9	1,4

chées d'une erreur, erreur qui est très certainement par défaut. Si la valeur absolue de cette grandeur $F_{CO_2}^{N_2}$ ne me paraît pas encore déterminée avec autant de certitude que celle des autres coefficients, je n'en considère pas moins qu'elle doit être bien voisine dans le jeune ovule de ce qu'elle est dans la plantule en germination, et bien voisine dans les deux cas de l'intensité respiratoire. Les erreurs étant des erreurs par défaut, et ne pouvant être par excès, le raisonnement fait ne peut en être affecté.

§ 6. — Conclusions.

Les tissus embryonnaires nous présentent, chez les Phanérogames, sur la plante mère ou sur la plantule en germination, une valeur élevée pour l'intensité respiratoire; cette valeur élevée caractérise numériquement le tissu en voie de croissance, se retrouve dans les bourgeons végétatifs, les pétales en train de croître.

Ces tissus embryonnaires nous présentent de plus une valeur élevée pour l'intensité de fermentation, qui est beaucoup plus grande que pour tous les autres tissus de la plante. Ils nous montrent ainsi une certaine analogie avec les tissus embryonnaires des Vertébrés. D'autre part, les recherches de Ph. JOYET-LAVERGNE (1926) ont montré que les tissus femelles et les tissus embryonnaires des végétaux sont extrêmement réducteurs, plus réducteurs que tous les autres tissus. L'ensemble de ces

données permet de rechercher dans des phénomènes d'oxydo-réduction et de fermentation le mécanisme de la formation et du développement des tissus embryonnaires. E. AUBEL (1923) avait déjà émis une hypothèse analogue au sujet du développement des microorganismes. M. MOLLIARD (1922) avait montré que l'énergie dégagée dans la respiration n'est pas directement utilisée dans la croissance.

Les phénomènes du métabolisme qui se passent sans l'intervention de l'oxygène de l'air nous paraissent ainsi avoir pour la vie de la plante une importance comparable à celle des phénomènes d'oxydation, et peut-être plus grande pour la compréhension des processus de croissance.

CHAPITRE VI

ANTAGONISME ENTRE LA RESPIRATION ET LA FERMENTATION

- § 1. Définition de la réaction de PASTEUR.
- § 2. La réaction de PASTEUR chez les végétaux supérieurs.
- § 3. Action du cyanure de potassium sur la réaction de PASTEUR.
- § 4. La respiration des tissus chlorophylliens du point de vue de la physiologie générale.

§ 1. — Définition de la réaction de Pasteur.

Les mesures décrites au chapitre précédent montrent que la quantité de sucre détruite en anaérobiose peut être deux ou trois fois plus grande que la quantité de sucre détruite par la respiration.

A 1 molécule de CO^2 apparaissant dans la respiration, correspond $1/6$ de molécule d'hexose brûlée; à 1 molécule de CO^2 apparaissant dans l'azote, correspond en outre 1 molécule d'alcool, soit en tout $1/2$ molécule d'hexose. Il faut donc multiplier par 3 les F_{CO^2} pour avoir des nombres comparables aux I_{O^2} ; les I_{O^2} trouvés varient de 2 à 4, les $F_{\text{CO}^2}^{\text{N}^2}$ de 1 à 3, ou les $3 F_{\text{CO}^2}^{\text{N}^2}$ de 3 à 9. La quantité de sucre détruite dans l'azote est donc toujours plus grande que la quantité détruite en présence d'oxygène.

Il ne peut donc être question, comme PFEFFER, puis PALLADINE ont tenté de le faire, de considérer la fermentation dans l'azote comme un stade préparatoire de la respiration; je considère le terme de « respiration intramoléculaire » (PFEFFER, 1878) comme malheureux, puisqu'il s'agit d'un phénomène qui est le contraire de la respiration.

La vieille définition de PASTEUR « La fermentation est la vie

sans air » est encore restée de beaucoup la manière la plus juste d'exprimer les faits.

La fermentation existe dans l'azote et disparaît en présence d'oxygène. Deux explications seulement sont possibles :

ou bien l'oxygène, se portant sur le ferment alcoolique, en paralyse l'action,

ou bien l'oxygène retransforme les produits de la fermentation, à l'état naissant, en hydrates de carbone, tout en brûlant une certaine fraction.

La première de ces explications est arbitraire, se heurte au fait que la levure, la zymase, fermentent en présence d'air, et à ma connaissance, n'a jamais été soutenue.

La seconde explication est due à O. MEYERHOF. Elle est susceptible d'une démonstration précise et irréfutable dans un cas particulier, celui du muscle des Vertébrés. Le muscle des Vertébrés forme de l'acide lactique, lorsqu'il se contracte dans l'azote. Lorsqu'on replace le muscle à l'air, l'acide lactique disparaît, mais le CO_2 qui apparaît correspond au tiers ou au sixième de l'acide lactique qui disparaît. Des dosages directs montrent que *l'acide lactique s'est retransformé en glycogène*. En d'autres termes, la respiration, loin d'être caractérisée essentiellement par la combustion d'hydrates de carbone, nous apparaît dans ce cas comme liée à une *synthèse d'hydrates de carbone* aux dépens des produits de fermentation.

Ce phénomène de synthèse est caractérisé par un nombre, qui est le rapport :

$$\frac{\text{acide lactique disparu}}{\text{acide lactique brûlé}}$$

Ce rapport, ou quotient d'oxydation est compris, pour le muscle de grenouille, entre 3 et 6 et lorsque les mesures sont correctement effectuées, ne dépasse jamais 6. Les dernières mesures, faites avec un soin tout particulier, le font égal à 4,7 (MEYERHOF, 1927).

En effet, la transformation de l'acide lactique en glycogène est un phénomène endothermique, qui se produit évidemment aux dépens de l'énergie libérée par la combustion de l'acide lactique. Cette énergie est une quantité finie.

Les phénomènes mis en évidence par O. MEYERHOF peuvent encore se schématiser sous forme d'un cycle, cycle qui n'est pas rigoureusement fermé, puisque $1/6$ à $1/3$ de la substance est brûlée au cours de ce cycle, mais qui l'est tout de même pour la majeure partie de la substance.

Phase anaérobie exothermique : Fermentation.

Hydrate de carbone $\rightleftharpoons$ Acide lactique.

Phase aérobie endothermique : Respiration.

(Exothermique en tenant compte de l'oxydation).

La fermentation est donc un phénomène antagoniste de la respiration : la fermentation détruit du glycogène, la respiration refait du glycogène.

Chez le muscle, les deux phénomènes sont séparés dans le temps ou plus exactement très aisés à séparer, en faisant travailler le muscle dans l'azote, et en le laissant se reposer à l'air.

Chez la levure en présence d'oxygène, les deux phénomènes sont simultanés. La fermentation causée par la levure est toujours plus petite en présence d'air que dans l'azote ; cette diminution de l'intensité de la fermentation en présence d'air avait échappé aux anciens observateurs, à PASTEUR en particulier, parce qu'elle est seulement du $1/10$ environ de l'intensité totale de la fermentation chez les levures basses (O. MEYERHOF, 1925). Cette faible diminution tient à ce que la respiration est elle-même très faible. Les levures sont, à l'inverse des algues que nous avons étudiées, des cellules douées d'une très forte intensité fermentaire, d'une intensité respiratoire relativement faible, comme les cellules cancéreuses.

Si, avec O. MEYERHOF (1925), nous formons le quotient :

$$\frac{\text{Sucre soustrait à la fermentation}}{\text{Sucre brûlé}}$$

nous trouvons, pour un grand nombre de races de levures sauvages, aussi bien que pour des levures cultivées, des nombres compris entre 3 et 6, c'est-à-dire pratiquement égaux à ceux trouvés pour le muscle.

O. MEYERHOF et O. WARBURG ont nommé « réaction de Pasteur » cette réaction de synthèse, de reconstitution des hydrates de carbone, aux dépens de l'énergie libérée par la respiration, en l'honneur de l'homme qui a le premier pressenti l'antagonisme fondamental existant entre respiration et fermentation. Nous accepterons cet hommage chevaleresque rendu au génie de notre compatriote, et nous nous poserons la question de savoir si la réaction de PASTEUR peut se retrouver quantitativement chez les végétaux supérieurs.

Le tableau 42 résume les travaux de O. MEYERHOF sur les levures, et aussi les ferments lactiques (O. MEYERHOF et P. FINKLE) (1925). Une molécule d'acide lactique est supposée décomposer une molécule de bicarbonate de Na, de sorte que 1 molécule du CO^2 de fermentation correspond toujours à $1/2$ molécule d'hexose.

TABLEAU 42. — La réaction de Pasteur, chez les levures et les bactéries de la fermentation lactique, d'après O. MEYERHOF. Expériences faites à 28° , dans une solution de phosphate à 5 p. 100 de glucose pour la levure, dans une solution de malt glucosée, contenant un excès de CO^2Ca , pour les bacilles, au moyen de la méthode manométrique de WARBURG.

Référence	Organismes étudiés	I_0^2	$\text{F}_{\text{CO}^2}^{\text{N}^2}$	$\text{F}_{\text{CO}^2}^{\text{O}^2}$	$\frac{\text{F}_{\text{CO}^2}^{\text{N}^2} - \text{F}_{\text{CO}^2}^{\text{O}^2}}{\text{I}_0^2}$
<i>Biochemische Zeitschrift</i> t. 162, p. 43, 1925	Levure haute race M	104	232	20,5	6,12
	Levure haute race XII	92	310	104,5	6,7
	Levure de boulanger	108	333	105	6,3
	Levure basse H	14,3	156	130	5,3
	Levure basse T	7,8	233	213	7,6
	<i>Mycoderma</i>	21,5	20,6	4,6	2,2
<i>Chemie Zelle und Gewebe</i> XII, 157, 1925	<i>Torula</i>	179	270	18	4,2
	<i>Bacillus acidificans</i> (Lafar.)	(26) (1)	(35) (1)	(12) (1)	5,3
	<i>Vibrio Metschnikoff</i>	(186) (1)	(218) (1)	(33) (1)	3,0

(1) Quantités absolues de gaz formé, non rapporté au poids sec des cellules.

Remarquer que la respiration varie de 1 à 20, la fermentation dans l'azote de 1 à 16, la fermentation dans l'air de 1 à 43, le quotient d'oxydation de la réaction de Pasteur, seulement de 1 à 3.

$F_{CO^2}^{O^2}$ représente l'intensité de la fermentation en présence d'oxygène, c'est-à-dire le CO^2 total dégagé moins le CO^2 de la respiration.

Le quotient de MEYERHOF : $\frac{\text{Sucre soustrait à la fermentation}}{\text{Sucre brûlé}}$ ou quotient d'oxydation est mesuré par le nombre :

$$3 \frac{F_{CO^2}^{N^2} - F_{CO^2}^{O^2}}{I_{O^2}}.$$

On admet que la respiration consiste ici essentiellement en une combustion d'hydrates de carbone.

§ 2. — La réaction de Pasteur chez les végétaux supérieurs.

Afin de pouvoir calculer le quotient de MEYERHOF d'une manière certaine, il faut que les trois termes de l'expression :

$$\frac{F_{CO^2}^{N^2} - F_{CO^2}^{O^2}}{I_{O^2}}$$

soient différents de 0. Les expériences précédemment décrites nous ont donné $F_{CO^2}^{N^2}$ et I_{O^2} , mais dans aucun des cas nous n'avons trouvé une valeur finie pour $F_{CO^2}^{O^2}$. En d'autres termes, la respiration est assez active pour pouvoir faire disparaître, en présence d'air, toute fermentation. L'expérience acquise sur les levures et les ferments lactiques nous permet de penser qu'il faudrait avoir :

$$F_{CO^2}^{N^2} > 2 I_{O^2}$$

pour que l'on ait un $F_{CO^2}^{O^2}$ mesurable, puisque nous savons par expérience que le quotient de MEYERHOF n'est jamais supérieur à 6. Il nous est impossible d'augmenter $F_{CO^2}^{N^2}$ sans augmenter I_{O^2} (MORIKOVIN, 1903); nous ne connaissons pas de corps qui soit un excitant spécifique de la fermentation et qui soit sans action équivalente sur la respiration. Par contre, il nous est facile de diminuer I_{O^2} , en diminuant la quantité d'oxygène qui arrive

aux tissus. Il suffit pour cela, à proprement parler, de ne rien faire. Dans les expériences précédentes, j'ai toujours étudié la respiration des embryons détachés de leurs cotylédons. Les cotylédons contiennent une masse énorme de substances de réserve, qui, par son poids, aurait ôté toute signification aux résultats quantitatifs que je désirais obtenir.

Mais ici, il ne s'agit plus d'étudier la valeur absolue des coefficients physiologiques, mais simplement leurs rapports.

D'autre part, la masse même du cotylédon respire et fermente. Elle respire mal, car l'oxygène ne peut guère pénétrer à plus de un millimètre de profondeur. L'intérieur du cotylédon est en anaérobiose, et fermente. Avec les graines de l'espèce employée, les dimensions des cotylédons sont telles, qu'en présence d'air la *fermentation subsiste*. R. JACQUOT et A. MAYER (1927) ont trouvé de même pour des fèves gonflées un quotient respiratoire toujours supérieur à 1, compris entre 1,1 et 1,3.

Un cotylédon entier se comporte à l'air comme une suspension de cellules de levures en présence de glucose. Il suffit d'abandonner 24 heures des graines à gonfler dans l'eau pour sentir l'odeur de l'alcool, et pour pouvoir retrouver l'alcool dans le liquide où elles avaient gonflé.

La grandeur $F_{CO_2}^{O_2}$ est donc mesurable; la quotient d'oxydation de MEYERHOF :

$$3 \frac{F_{CO_2}^{N_2} - F_{CO_2}^{O_2}}{I_{O_2}}$$

est égal à 4,68, c'est-à-dire pratiquement identique à la valeur trouvée pour la levure.

Il y a près de 70 ans, PASTEUR remarquait déjà l'analogie existant entre les cellules de levure et les cellules des jeunes végétaux. Les phénomènes chimiques qui se passent dans l'un et l'autre groupe de cellules sont les mêmes, et le coefficient caractéristique de la réaction de PASTEUR est effectivement le même dans les deux cas.

La fermentation alcoolique des cotylédons en train de germer est bien due à l'état d'anaérobiose dans lequel se trouvent leur partie interne. En effet, si, au lieu d'étudier la graine intacte, on la coupe en disques de moins de 1 millimètre

d'épaisseur, la fermentation dans l'azote change à peine, mais l'intensité respiratoire augmente beaucoup, et corrélativement toute fermentation dans l'air disparaît. Le quotient de MEYERHOF n'est plus mesurable, nous retombons sur le cas des jeunes germinations détachées des cotylédons.

On pourrait objecter enfin que la fermentation alcoolique des graines en germination est un phénomène plus ou moins accidentel, lié au gonflement des tissus dans l'eau. Il est aisé de répondre à cette objection en prenant de jeunes graines encore vertes et fraîches sur des plantes vivantes, et en les étudiant telles quelles soit entières, soit coupées en tranches. L'expérience montre que ces graines vertes se comportent comme les graines qui ont séché, puis qui ont gonflé dans l'eau; la fermentation existe donc bien sur la plante vivante; elle est alors trop peu intense par rapport à la masse de tissus pour aboutir à une production notable d'alcool, mais elle est largement suffisante pour vérifier la théorie. Le chiffre obtenu pour le quotient de MEYERHOF chez les graines vertes est identique, aux erreurs d'expériences près, au quotient trouvé chez les graines gonflées.

Le tableau 43 groupe ces deux expériences.

TABLEAU 43. — *Respiration et fermentation de graines entières de Lathyrus odorata.*

Dates	Graines étudiées	Milieu gazeux	I_{O_2}	F_{CO_2}	$\frac{F^{N_2}_{CO_2} - F^{N_2}_{CO_2}}{I_{O_2}}$	Quotient d'oxydation
8 VII	Graines d'un an, intactes gonflées dans de l'eau 24 heures durant	Air	0,064	0,048	1,59	4,77
		Azote		0,150		
	Les mêmes, coupées en tranches de moins de 1 millim.	Air	0,185	0,000		
		Azote		0,162		
26 IX	Graines fraîches, encore vertes, intactes gonflées 4 heures durant dans de l'eau	Air	0,096	0,042	1,56	4,68
		Azote		0,192		
	Les mêmes, coupées en tranches de moins de 1 millim.	Air	0,244	0,000		
		Azote		0,232		

§ 3. — Action du cyanure de potassium sur la réaction de PASTEUR.

Le cyanure d'éthyle (éthylcarbylamine) possède la propriété de suspendre, sur les tissus des vertébrés, la réaction de PASTEUR sans altérer la respiration. En d'autres termes, en présence d'éthylcarbylamine, l'intensité respiratoire ne diminue pas, et pourtant il apparaît de l'acide lactique en présence d'oxygène (O. WARBURG, 1926).

En d'autres termes, il nous faut nous représenter la respiration normale, portant sur les seuls hydrates de carbone, comme étant la somme de deux phénomènes distincts, quoique liés ensemble :

1) Une oxydation des hydrates de carbone, phénomène purement exothermique.

2) Une synthèse d'hydrates de carbone à partir des produits de fermentation à l'état naissant, et aux dépens de l'énergie libérée par l'oxydation, synthèse qui constitue la réaction de PASTEUR.

Chez les algues vertes, la réaction 1 prédomine, au point de masquer complètement la réaction 2, la réaction de PASTEUR, pour la raison que l'intensité de fermentation est relativement très faible. Nous avons vu que le cyanure de potassium, chez ces algues, fait apparaître la fermentation dans l'air, tout en empêchant l'oxydation des hydrates de carbone. Le cyanure de potassium, à la façon où je l'ai employé sur les algues, arrête à la fois les oxydations et la réaction de PASTEUR.

Chez le Pois de senteur, la réaction de PASTEUR a une importance beaucoup plus grande. Il m'a été possible, avec des doses convenables de cyanure de potassium, d'arrêter pour une part au moins la réaction de PASTEUR, sans modifier l'intensité respiratoire.

L'expérience montre que, pour des concentrations comprises entre 10^{-3} et 10^{-4} Molécule/litre, il apparaît déjà, en présence d'oxygène, une fermentation notable, alors que la respiration est à peine altérée; par une concentration de KCN allant de 10^{-4} à 10^{-3} M/litre, la respiration diminue, tombe à une valeur

limite, alors que la fermentation apparaît avec l'intensité même qu'elle avait dans l'azote.

TABLEAU 44. — Arrêt de la réaction de Pasteur, par le KCN, indépendamment de la respiration.
Plantules de *Lathyrus odorata*, à 20°2.

N ^{os}	Dates	Etat des plantules étudiées	Concentrations en KCN n.	I _{O₂}	F ^{O₂} _{CO₂}	F ^{N₂} _{CO₂}
1	5 VII	5 à 10 mm.	0	3,1	0	
			2 10 ⁻³	2,6	0	
			14 10 ⁻⁵	3,5	0,85	
			100 10 ⁻⁵	1,8	1,3	
2	2 VII	20 à 40 mm.	0	4,5	0,0	
			2 10 ⁻⁵	4,75	0,0	
			10 10 ⁻⁵	4,9	1,2	
			100 10 ⁻⁵	2,6	2,2	
3	14 VI	30 à 40 mm.	0	1,65	0,0	2,31
			1 10 ⁻³	1,70	2,0	2,33
4	15 VI	50 mm.	0	3,3	0	1,78
			1 10 ⁻³	2,18	1,51	1,71
5	4 VII	100 à 150 mm., plantules étiolées	0	1,3	0	
			2 10 ⁻⁵	1,3	0	
			14 10 ⁻⁵	1,28	0,27	0,68
			100 10 ⁻⁵	1,05	0,42	

Cette dernière partie du phénomène est identique à ce que nous avons déjà vu chez *Chlorella*, à cela près que nos cellules sont ici toujours en solution minérale, et consomment leur propre substance. EMERSON a reproduit identiquement le phénomène ici décrit avec des *Chlorelles* cultivées sur solution de glucose.

Ici nous pouvons mettre en évidence le fait que la réaction de PASTEUR est beaucoup plus sensible au KCN que les oxydations.

La cellule des Vertébrés se comporte un peu différemment, en ce sens que le KCN en paralyse complètement la respiration, au moins à concentration élevée, tandis que le cyanure d'éthyle arrête la réaction de PASTEUR sans arrêter la respiration. Chez toutes les cellules étudiées, la réaction de PASTEUR apparaît donc comme la réaction la plus sensible, la plus facile à arrêter. La respiration des cellules végétales est moins sensible au KCN que celle des cellules animales.

La sensibilité des cellules des Phanérogames au KCN mérite d'être étudiée pour elle-même. Le tableau précédent montrait déjà que l'action du KCN diminue avec l'âge et devient faible pour des tissus étiolés. Une étude expérimentale faite directement dans ce sens (tableau 45) montre que l'action du KCN est maxima au début de la germination.

TABLEAU 45. — *Sensibilité de la respiration au KCN, en fonction de l'âge et de l'état physiologique des tissus. Plantules ou jeunes pieds de Lathyrus odorata, à 20°2.*

Le KCN est partout employé en solution millinormale.

N ^{os}	Dates	Etat de l'organe étudié	Age en jours	I _O ²	I _O ² + KCN	Dimi- nution p. 100
1	28 VI	Plantules 10-15 mm.	4	4,3	4,05	75
2	25 VI	» 10-20 mm.	6	4,2	4,2	61
3	21 VI	» 20-40 mm.	8	4,1	4,7	58
4	24 VI	» 40-50 mm.	10	3,0	4,0	65
5	4 VII	Plantules étiolées, 100-150 mm.	34	1,3	4,0	23
6	10 VI	Plantules étiolées et affamées, 100 mm.	14	0,8	0,8	0
7	30 VI	Feuilles	30	1,7	0,6	65
8	1 VII	Tige (coupée)	31	1,6	1,0	38
9	30 VI	Racine	30	1,5	0,8	47
10	20 XI	Feuilles jeunes	112	1,8	0,8	56
11	21 XI	Feuilles âgées	113	2,3	0,8	65
12	21 XI	Tige (coupée)	113	2,0	0,7	65

Lorsqu'on laisse les jeunes plantules s'étioler à l'obscurité, l'intensité respiratoire baisse, l'action du KCN baisse aussi, en sorte que l'intensité respiratoire en présence de KCN reste à peu près la même quel que soit le stade où l'on étudie la respiration.

Si, non seulement on laisse les plantules s'étioler à l'obscurité mais encore si on les sépare des cotylédons, et si on laisse les réserves s'épuiser dans les tissus, l'intensité respiratoire baisse beaucoup (expérience 6), à tel point que le KCN n'a plus aucune action.

Les plantules étiolées et affamées de *Lathyrus* se comportent alors exactement comme les cellules de *Chlorella* cultivées à une lumière atténuée, étudiées au début de ce travail.

Cette expérience 6 nous donne la clé du problème : il y a, dans la respiration de *Lathyrus*, deux parts : une oxydation d'hydrates de carbone, que l'on peut arrêter par KCN, et un résidu de respiration insensible à l'action du poison.

Les recherches de MAYER et DELEANO (1911) ont montré que les tissus adultes des Phanérogames consomment essentiellement des hydrates de carbone dans la respiration. Effectivement, les tissus adultes de *Lathyrus* subissent fortement l'action du KCN.

Si cette conception est vraie, on doit pouvoir répéter, avec des plantules étiolées de *Lathyrus*, les expériences faites avec le glucose sur les cellules d'algues vertes sous alimentées.

Le glucose doit rétablir l'intensité respiratoire à une valeur voisine de la valeur normale, et le cyanure de potassium doit supprimer toute action du glucose surajouté. Nous allons voir que l'expérience vérifie complètement cette conclusion.

Il est couramment admis, dans les traités, que le sectionnement des tissus a pour effet d'augmenter l'intensité respiratoire. Sauf dans le cas où les tissus se trouvent partiellement en anaérobiose, dont nous venons de voir un exemple, et sauf le cas particulier de la pomme de terre, cette assertion n'est que très grossièrement exacte. En parcourant les chiffres donnés par SICH (1891) qui a comparé la respiration des organes entiers et sectionnés, on constate que l'augmentation de l'intensité du dégagement de CO_2 est de 10 à 20 p. 100 ; on peut admettre qu'elle porte uniquement sur les cellules lésées par la section. En face des variations qui nous intéressent, qui sont de 100 à 200 p. 100, elles sont donc négligeables, et j'admettrai, en première approximation, que la respiration des organes entiers, et celle des organes fraîchement coupés est semblable.

Prenons maintenant de jeunes germinations de Pois fraîchement détachées des cotylédons. Comparons la respiration de ces organes en solution minérale et en solution de glucose à 1 p. 100, nous ne trouvons aucune différence sensible, en tous cas aucune augmentation en présence de glucose. Il ne s'agit pas d'une impossibilité pour le glucose de pénétrer dans les tissus, car si, au lieu de prendre les germinations entières, on les

coupe en fragments de moins de 1 millimètre d'épaisseur, le résultat est le même.

Si nous étudions les mêmes germinations dans du cyanure de potassium millinormal, nous constatons, qu'il y ait ou non du glucose, la même intensité respiratoire amoindrie.

Tout cela peut s'interpréter en admettant que les tissus des plantules, qui viennent juste d'être détachés des cotylédons, sont saturés de glucose. La fermentation dans l'azote n'est pas non plus influencée par le glucose.

Détachons les plantules des cotylédons, laissons-les croître et respirer aux dépens de leurs réserves, pendant 5 jours; ce laps de temps leur suffit pour épuiser ces réserves, semble-t-il.

En effet, en répétant sur ces plantules ainsi préparées l'expérience précédemment décrite, nous trouvons des résultats exactement inverses (N° 3).

TABLEAU 46. — *Influence du glucose sur la sensibilité de la respiration au KCN.*

Plantules de Lathyrus odorata, à 20°2.

Nos	Dates	Etat des plantules	I _O ²				F ^{N²} _{CO²}	
			Sol miné- rale	KCN M 1000	Glu- cose 0,5 p. 100	Glu- cose + KCN	Sol miné- rale	Glu- cose 0,5 p. 100
1	21 VI	Jeunes plantules de 8 jours	4,4	1,7	3,1	1,7	1,75	1,2
2	24 VI	Plantules de 10 jours, bon état	3,0	1,7	3,2	1,2	1,4	1,4
3	16 VI	Plantules étiolées et affaiblies de 14 jours	0,8	0,8	2,2	0,8	0,8	1,2
4	28 VI	Plantules étiolées de 26 jours	1,0	0,8	1,3	1,0	0,5	0,5

En présence de glucose, la respiration augmente, triple presque, toutefois sans atteindre, ce qui est naturel, l'intensité qu'elle avait auparavant (les tissus se sont enrichis en cellulose et appauvris peut-être en ferment respiratoire). Le cyanure de potassium n'a plus aucune action employé seul; il supprime

complètement l'action du glucose lorsqu'il est employé en mélange. La preuve que les tissus sont réellement déficients en glucose, est que l'intensité de fermentation augmente également en présence de sucre.

Nous retrouvons donc toutes les propriétés découvertes chez *Chlorella* : action du glucose sur la respiration et sur la fermentation, action du KCN sur la fermentation en présence de sucre.

Si, au lieu de détacher les plantules des cotylédons, nous les laissons simplement croître et s'étioler à l'obscurité (Exp. 4), nous obtenons des résultats analogues, mais moins nets ; les tissus sont alors réellement physiologiquement épuisés.

§ 4. — La respiration des tissus chlorophylliens au point de vue de la physiologie générale.

Les phénomènes décrits dans les deux derniers chapitres nous montrent la nécessité, pour pouvoir comprendre un phénomène, de l'étudier sur des objets très différents.

L'étude de la respiration chez les algues inférieures a permis de mettre en évidence un côté du mécanisme chimique de la respiration, mais il était impossible de comprendre sur cet exemple les rapports de la fermentation et de la respiration.

L'étude de la fermentation chez les végétaux supérieurs n'a d'intérêt que si l'on connaît le rôle considérable joué par la fermentation lactique dans les cellules embryonnaires des Vertébrés ; la cellule d'un embryon végétal se comporte à ce point de vue comme la cellule d'un embryon animal.

Les rapports de la fermentation et de la respiration ne peuvent s'interpréter, chez les végétaux chlorophylliens, que si l'on connaît ce qu'ils sont chez les levures, les ferments lactiques, et les cellules des Vertébrés.

On retrouve alors quantitativement le même phénomène que nous avons désigné sous le nom de réaction de PASTEUR.

Enfin, le mécanisme de la respiration chez les Phanérogames n'a pu être éclairci que grâce à l'étude préalable que nous en avons faite chez les algues. Sous des apparences au

premier abord un peu différentes, les cellules des végétaux chlorophylliens que nous avons étudiées se comportent en réalité toutes d'une façon très analogue.

Ainsi deux des phénomènes fondamentaux de la vie se retrouvent les mêmes chez les végétaux et les animaux.

CHAPITRE VII

CONCLUSIONS

Deux phénomènes ont retenu mon attention dans le métabolisme hydrocarboné des végétaux chlorophylliens : la fermentation et la respiration.

La fermentation existe chez les algues inférieures, comme chez les Phanérogames, avec le caractère d'un phénomène cellulaire normal ainsi que le voulait PASTEUR. Chez les plantes à fleur, les périodes de croissance rapide des tissus, c'est-à-dire les premiers stades de la germination, et la formation de la graine dans l'ovaire, coïncident avec des valeurs maxima pour l'intensité fermentaire, exactement comme le développement de l'embryon des vertébrés et des annexes fœtales, ou le développement de la cellule cancéreuse, coïncident avec une intensité de fermentation lactique très élevée (O. WARBURG).

La respiration comprend deux phénomènes :

1^o Un phénomène d'oxydation. Chez les algues Protococcées, les molécules d'hexoses fermentescibles, d'aldéhydes, d'acides gras solubles et d'acides aminés solubles sont oxydées dans les cellules. Les colorants basiques de rH élevés catalysent ces oxydations.

2^o Un phénomène de synthèse d'hydrates de carbone, aux dépens des produits de la fermentation cellulaire, nommé par O. MEYERHOF « réaction de Pasteur ». Grâce à la réaction de PASTEUR, les produits de fermentation n'apparaissent point, en présence d'air, chez les Phanérogames.

Il est possible de montrer que la réaction de PASTEUR se produit quantitativement de même façon dans les tissus des Phanérogames et dans les cellules de levure. D'autre part, par action

de KCN à doses convenables, il est possible de suspendre la réaction de PASTEUR sans arrêter le cours des oxydations.

Ainsi il m'a été possible de préciser, chez les végétaux chlorophylliens, les relations entre le développement des tissus, la fermentation et la respiration, relations que PASTEUR avait déjà indiquées.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBEL (E.). — Remarques sur la croissance du Bacille Coli. *Annales de Physiologie et de Physicochimie*, t. I, p. 73, 1926.
- AUBEL (E.) et GENEVOIS (L.). — Sur l'oxydation du lévulose en l'absence d'oxygène gazeux. *Procès-verbaux de la Soc. Sc. Phys. et nat. Bordeaux*, 1926.
- AUBEL (E.), GENEVOIS (L.), WURMSER (R.). — Sur le potentiel apparent des solutions de sucre réducteur. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXIV, p. 407, 1927.
- BÉRARD. — *Ann. de chimie et de phys.*, t. XXVI, 1821. Mémoire sur la maturation des fruits.
- BONNIER (G.) et MANGIN (L.). — Recherches sur la respiration des végétaux. *Ann. Sc. Nat.*, 6^e série, t. XVII, p. 210 ; t. XVIII, p. 243 ; t. XIX, p. 217. 7^e série, t. II, p. 313.
- BOYSEN-JENSEN (J.). — Über den genetischen Zusammenhang zwischen der normalen und intramolekularen Atmung der Pflanzen. — Det. Kgl. D. Vid. Selskab, *Biologiske Meddelelser*, t. IV, p. 4. Copenhague. 1923.
- BIALOSUKNIA. — Die Produkte der intramolekularen Atmung der Fettsamen. *Jahrbuch für wis. Bot.*, t. XLV, p. 644, 1908.
- CAHOIRS. — Recherches sur la respiration des fleurs. *C. R. Ac. Sc.*, t. LVIII, p. 4206, 1864.
- CERIGHELLI. — Sur le quotient respiratoire de la racine. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXVIII, p. 645, 1924.
- CROCKER. — Germination anaérobie de graines de plantes aquatiques. *Bot. Gaz.*, t. XLIV, p. 375, 1907.
- CURTEL. — Recherches physiologiques sur la fleur. *An. Sc. Nat. Bot.*, 8^e série, t. VI, 1897, p. 224.
- DANGEARD (P. A. et P.). — Recherches sur le vacuome des algues inférieures. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXVIII, p. 1038, 1924.
- DEHÉRAIN et MAQUENNE. — Sur la respiration des feuilles. *C. R. Ac. Sc.*, t. C, p. 4234, t. CI, p. 887 et 1020, 1885.
- DELEANO (Nicolas). — Studien über den Atmungsstoffwechsel abgeschnittener Laubblätter. *Jahrb. f. wis. Bot.*, t. LI, p. 541, 1912.
- DEVAUX (H.). — Du mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 7^e série, t. IX.
- Sur la porosité du fruit des Cucurbitacées. *Rev. gen. de Bot.*, t. III, p. 40.
- Sur la respiration des cellules à l'intérieur des tissus massifs. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXII, p. 344, 1891.
- Etude expérimentale sur l'aération des tissus massifs. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 7^e série, t. XIV, p. 299, 1891.
- DÖBEREINER, — *Annalen der Physik.*, t. LXXII, p. 430, 1822.
- DUMONT. — *Neues Journ. f. Pharmazie*, t. III, p. 568, 1819.

- EMERSON. — *Journal of general Physiol.*, t. X, p. 469, 1927.
- FERNANDES (D. S.). — Aerobe und anaerobe Atmung bei Keimlingen von *Pisum sativum*. *Recueil des travaux bot. néerlandais*, t. XX, p. 107, 1923.
- FÜRTH. von et LIEBEN. — *Biochemische Zeitschrift*, t. CXXVIII, p. 458, 1922. *Oesterreichische Chem. Z.*, t. XXVII, 1924.
- GALITZKY et WASSILIEFF. — Zur Atmung der Weizenkeime. *Ber. der d. bot. Ges.*, t. XXVIII, p. 482, 1910.
- GODLEWSKI et POLZENIUSZ. — *Bulletin de l'Acad. des sciences de Cracovie*. 1897, p. 267, 1901, p. 227, 1904, p. 115, 1914.
- HÉE. — L'intensité respiratoire des végétaux obéit-elle à la loi des surfaces ? *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXVIII, p. 589, 1924.
- Intensité respiratoire des végétaux, et loi des tailles. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXVIII, p. 1570, 1924.
- Variations de l'intensité des échanges gazeux au cours du développement du *Sterigmatocystis nigra*. *Bul. Soc. Chim. biol.*, t. IX, p. 802, 1927.
- HILL. (G. R.) — Cornell University. *Agr. Exp. Station Bull.* 330, 1913.
- JACQUOT (R.) et MAYER (A.). — Hydratation et respiration des graines. *Ann. Physiol. Physicochimie*, t. II, p. 408, 1926.
- JOYET-LAVERGNE. — Les caractères physicochimiques de la sexualité et les problèmes de la multiplication cellulaire. *Revue générale des sciences*, t. XXXVIII, 1927. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXXIV, p. 293, 1927. *Ibid.*, p. 1088.
- Sur une comparaison entre les valeurs relatives des potentiels d'oxydation réduction (rH) du Pollen et de l'ovule chez quelques Phanérogames. *C. R. Soc. biol.*, t. XCIV, p. 1113, et p. 1184, 1926. *Ibid.*, t. XCVI, p. 25, 1927.
- JUNITZKY (W.). — Respiration anaérobie des graines en germination. *Revue gén. de Bot.*, t. XIX, p. 208, 1907.
- KOSTYTSCHEN (S.). — *Berichte der d. bot. Ges.*, t. XXXI, p. 125, 1913.
- Über die Einwirkung der Gärungsprodukte und der Phosphate auf die Pflanzenatmung. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, t. L, p. 157, 1914.
- Pflanzenatmung: Berlin, J. Springer. 1924.
- MAIGE (Mme G.). — Recherches sur la respiration de la fleur. *Revue gén. Bot.*, t. XIX, p. 9, 1907; t. XXI, p. 32, 1904. *Annales Sc. nat. Bot.*, 9^e série, t. XIV, 1914.
- MAIGE (A.) et NICOLAS (G.). — Recherches sur l'influence des variations de turgescence sur la respiration des cellules. *Revue gén. bot.*, t. XXII, p. 409, 1910. *Ann. Sc. nat. Bot.*, 9^e série, t. XII, 1910.
- MAQUENNE et DEMOUSSY. — *Nouvelles recherches sur les échanges gazeux des plantes vertes avec l'atmosphère*. Paris, Gauthier-Villars, 1913.
- MATRUCHOT (L.) et MOLLIARD (M.). — Recherches sur la fermentation propre des tissus végétaux. *Rev. gén. bot.*, t. XV, p. 193, 1903.
- MAZÉ. — Sur l'utilisation du carbone ternaire. *Annales de l'Institut Pasteur*, t. XVIII, p. 277, 1904.
- MEYER (A.) et DELEANO (A. T.). — Die periodischen Tag und Nachtschwankungen der Atmungsgrösse. *Zeitschr. f. Bot.*, 1914, p. 657; 1913, p. 209.
- MEYERHOF (O.). — Die Wirkung des Methylenblaus auf die Atmung. *Pflügers Archiv*, t. CLXIX, p. 87, 1917. — *Ibid.*, t. CXLIX, p. 250, 1912; t. CLXX, p. 428, 1918.
- Atmung und Anaerobiose des Muskels, Thermodynamik des Muskels Theorie der Muskelarbeit.

- *Handbuch der Physiologie de Bethe et de Embden*, t. VIII, p. 476, Berlin, Springer, 1925.
- Thermodynamik des Lebensprozesses. *Handbuch der Physik*. (Geiger et Scheel), t. XI, p. 238. Springer, Berlin, 1926.
- Über den Zusammenhang der Spaltungs vorgänge mit der Atmung in der Zelle. *Berichte der D. Chem. Ges.*, t. LVIII, p. 991, 1925.
- Über den Einfluss des Sauerstoffs auf die alkoholische Gärung der Hefe. *Biochem. Zeitschr.*, t. CLXII, p. 43, 1925.
- MEYERHOF (O.) et FINKLE. — Über die Beziehungen des Sauerstoffs zur bakteriellen Milchsäuregärung. *Chemie der Zelle und Gewebe*, t. XII, p. 137, 1925.
- MEYERHOF (O.) et W. SCHULZ. — Über das Verhältnis von Milchsäurebildung und Sauerstoffverbrauch bei der Muskelkontraktion. *Pflügers Archiv*, t. CCXVII, p. 547, 1927.
- MEYERHOF (O.) et LOHMANN (K.). — Über die Enzymatische Milchsäurebildung im Muskelextrakt. *Biochem. Zeitschr.*, t. CLXXVIII, p. 395 et 465; t. CLXXXIII, p. 476; t. CLXXXV, p. 143, 1927.
- MOLLIARD (M.). — Recherches calorimétriques sur l'utilisation de l'énergie respiratoire au cours du développement d'une culture de *Sterigmatocystis nigra*. *C. R. Soc. Biol.*, t. LXXXVII, p. 249, 1922.
- NABOKICH. — Wie die Fähigkeit der höheren Pflanzen zum anaeroben Wachstum zu beweisen und zu demonstrieren ist. *Ber. der d. bot. Ges.*, t. XIX, p. 222, 1904.
- Über die intramolekulare Atmung der höheren Pflanzen. *Ber. der d. bot. Ges.*, t. XXI, p. 467, 1903.
- NEUBERG (C.) et HIRSCH (J.). — *Bioch. Z.*, t. XCVI, 1919; t. CV, 1920.
- Kohlehydratumsatz der pflanzlichen Zelle. *Handbuch der Biochemie de Oppenheimer*, 2^e édition, t. II, p. 442.
- OLTMANN. — *Biologie und Morphologie der Algen*. G. Fischer, Jena, 2^e édition, t. I, 1923.
- OPARIN. — Zur Kenntnis der Oxydations vorgänge in der lebenden Zelle. *Bioch. Zeitschr.*, t. CLXXXII, p. 155.
- PALLADINE. — Recherches sur la respiration des feuilles vertes et des feuilles étiolées. *Revue gén. bot.*, t. V, p. 449, 1893.
- Recherches sur la corrélation entre la respiration des plantes et les substances azotées actives. *Revue gén. bot.*, t. VIII, p. 225, 1896.
- Über normale und intramolekulare Atmung der einzelligen Alge *Chlorella thecium saccharophilum*. *Centralblatt für Bakt.*, II. t. XI, p. 146, 1904.
- PALLADINE (W.) et KOSTYTSCHEW. — Anaerobe Atmung, Alkoholgärung, und Acetonbildung bei den Samenpflanzen. *Z. f. physiol. Ch.*, XLVIII, 214, 1906.
- PALLADINE, HUBBENET et KORSKOW. — *Biochem. Z.*, t. XXXV, p. 1, 1914.
- PASTEUR. — *C. R. Ac. Sc.*, t. LII, p. 1260, 1861, et t. LXXV, p. 784, 1872.
- *Etudes sur la bière*. Paris, Gauthier-Villars, 1876 (p. 261).
- *Oeuvres complètes*, édition Masson, t. II, 1922, et t. V, 1926.
- PÉTRASCHESKY. — *Ber. der d. Bot. Ges.*, t. XXII, p. 323, 1904.
- PFEFFER (W.). — Das Wesen und die Bedeutung der Atmung in der Pflanze. *Landw. Jahrbücher*, t. VII, 1878.
- Über intramolekulare Atmung. *Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen*, t. I, p. 636, 1885.
- PLANTEFOL (L.). — Etude biologique de l'*Hypnum Triquetrum*. *An. Sc. nat bot.*, 10^e série, t. VIII, p. 1, 1927.

- POURIEVITCH. — *Ann. Sc. nat. bot.*, 9^e série, t. I, p. 1, 1903.
- ROLLO. — *Ann. de chimie*, t. XXV, p. 42, 1798.
- SAUSSURE (Th. de). — Recherches chimiques sur la végétation. 1804. — De l'action des fleurs sur l'air et de leur chaleur propre. *Ann. phys. et de chimie*, t. XXI, p. 279, 1822.
- SCHLESING (Th.). — Sur les échanges d'acide carbonique et d'oxygène entre les plantes et l'atmosphère. *C. R. Ac. Sc.*, t. CXVII, p. 813, 1894.
- SCHÜTZENBERGER. — Recherches sur la combustion respiratoire. *C. R. Ac. Sc.*, t. XCVIII, p. 1061, 1884.
- SMIRNOFF. — *Revue gén. bot.*, t. XV, p. 32, 1903.
- STICH (C.). — *Flora*, 1891, p. 15.
- TERROINE et WÜRMER. — Le rendement énergétique dans la croissance de *Aspergillus niger*. *C. R. Ac. Sc.*, t. CLXXIV, p. 1435, 1922.
- VISCHER (W.). — Etudes d'algologie expérimentale. *Bulletin soc. bot. Genève*, série 2, t. XVIII, p. 24.
- Zur Biologie von *Cœlastrum proboscideum*. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel.*, t. XXXVIII, p. 386, 1927.
- WARBURG (Otto). — *Stoffwechsel der Tumoren*. Berlin, Springer, 1926. Métabolisme cellulaire et métabolisme des tumeurs (traduction française de l'ouvrage précédent). Paris, Alcan, 1928.
- Über die katalytischen Wirkungen der lebendigen Substanz. Berlin, Springer, 1928. *Bioch. Zeitschr.*, t. C, p. 230, 1919; t. CIII, p. 488, 1920.
- WARBURG (O.) et NEGELEIN (E.). — Über die Reduktion der Salpetersäure in grünen Zellen. *Bioch. Zeitschr.*, t. CX, p. 66, 1920.
- WARBURG (O.). — Versuche über die Assimilation der Kohlensäure. *Zeitschr. f. physikat. Ch.*, t. CII, p. 250, 1922; t. CVI, p. 497, 1923. — *Biochem. Zeitschr.*, t. CLXVI, p. 385, 1925.
- Eisen, der sauerstoffübertragende Bestandteil des Atmungsfermentes. *Biochem. Zeitschr.*, t. CLII, p. 479, 1924.
- WIELER. — Untersuchungen aus dem bot. Institut zu Tübingen, t. I, p. 189, 1883. *Ber. d. d. bot. Ges.*, t. XIX, p. 366, 1901.
- WILSON. — *Flora*, t. LXV, p. 93, 1882.
- WORTMANN. — Beziehungen der intramolekularen zur normalen Atmung der Pflanzen. *Arb. bot. Inst. Würzburg*, t. II, 1880.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION	1
CHAPITRE I. — Les méthodes manométriques de mesure des échanges gazeux.	
§ 1. Principe des méthodes manométriques	5
§ 2. Mesure de la vitesse de consommation en oxygène	9
§ 3. Mesure du quotient respiratoire en milieu neutre par la solubilité du gaz carbonique	12
§ 4. Mesure du quotient respiratoire par la méthode de déplacement du CO ² par un acide fort	15
§ 5. Mesure de l'intensité de la fermentation dans l'azote et dans l'air	18
CHAPITRE II. — La physiologie de la respiration chez les algues inférieures.	
§ 1. Espèces étudiées et techniques employées	22
§ 2. Physiologie de la respiration chez <i>Chlorella</i>	25
§ 3. Respiration de diverses espèces d'Algues inférieures	30
CHAPITRE III. — Les corps capables de modifier la respiration chez les algues Protococcacées.	
§ 1. Existence du groupement carboxyle C = O dans les molécules augmentant l'intensité respiratoire par leur propre oxydation.	31
§ 2. Théorie sur l'action des mélanges de deux corps	39
§ 3. Augmentation catalytique de la respiration par les colorants vitaux.	45
§ 4. Généralisation à des espèces autres que <i>Chlorella</i>	50
§ 5. Les corps qui suspendent les oxydations.	54
CHAPITRE IV. — La fermentation chez les algues inférieures.	
§ 1. Dégagement de CO ² en anaérobiose	59
§ 2. Nature de la fermentation chez les algues	63
§ 3. Fermentation en présence d'air et de KCN	65
§ 4. Rapports entre la fermentation et la respiration	66
CHAPITRE V. — De la fermentation chez quelques Phanérogames.	
§ 1. Sur l'existence d'une fermentation chez les Phanérogames	69
§ 2. Nature de cette fermentation	73
§ 3. La fermentation comparée à la respiration chez les plantes de <i>Lathyrus odorata</i>	73
§ 4. Respiration et fermentation des organes adultes	80
§ 5. Respiration et fermentation des diverses pièces florales	82

	Pages
CHAPITRE VI. — Antagonisme entre la respiration et la fermentation.	
§ 1. Définition de la réaction de Pasteur.	87
§ 2. La réaction de Pasteur chez les végétaux supérieurs . . .	91
§ 3. Action du cyanure de potassium sur la réaction de Pasteur.	94
§ 4. La respiration des tissus chlorophylliens au point de vue de la physiologie générale	99
CHAPITRE VII. — CONCLUSIONS.	101
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	103

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

Les Gymnospermes fossiles.

Les oxydoréductions.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 15 Février 1928.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

G. MAURAIN.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

